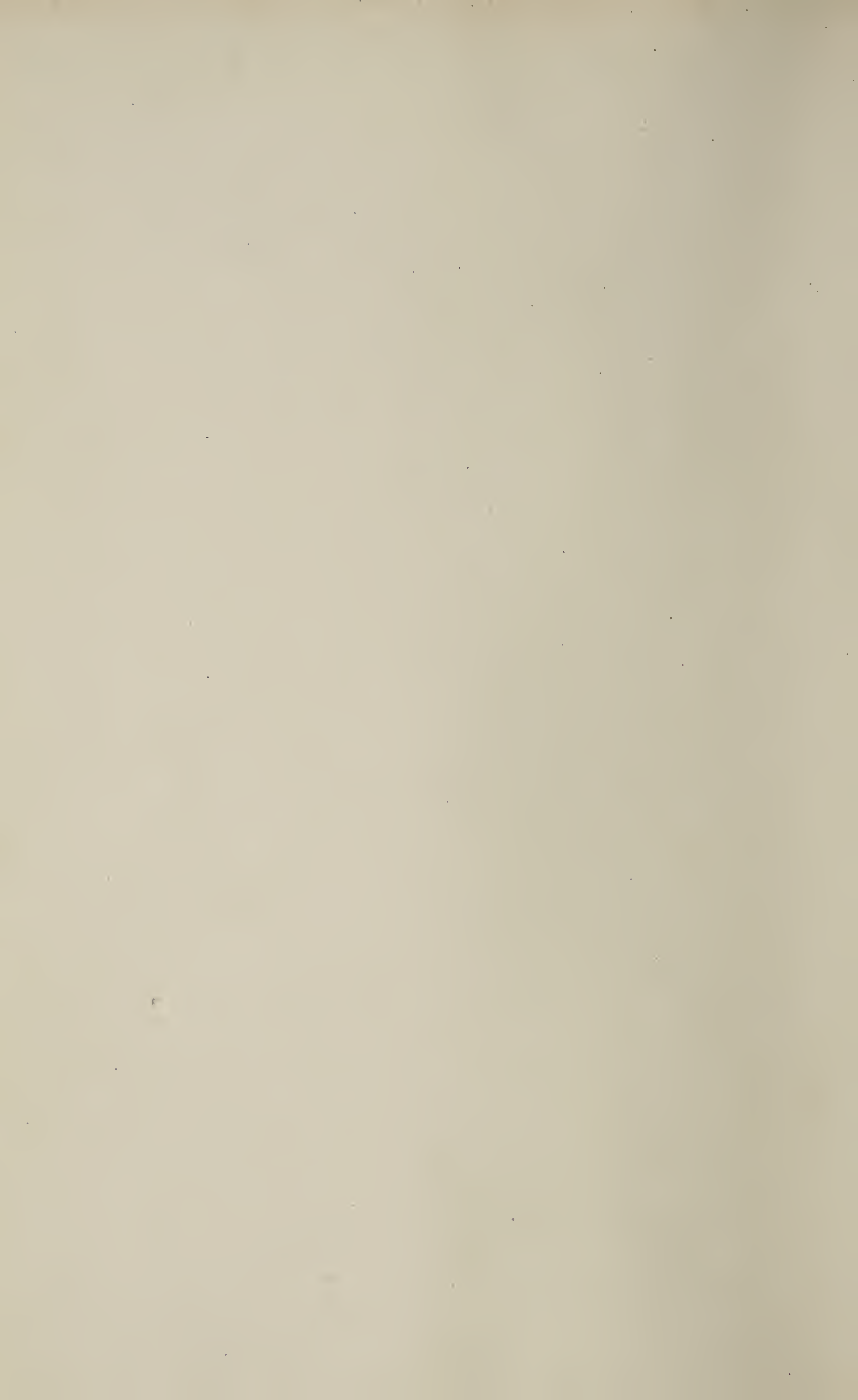
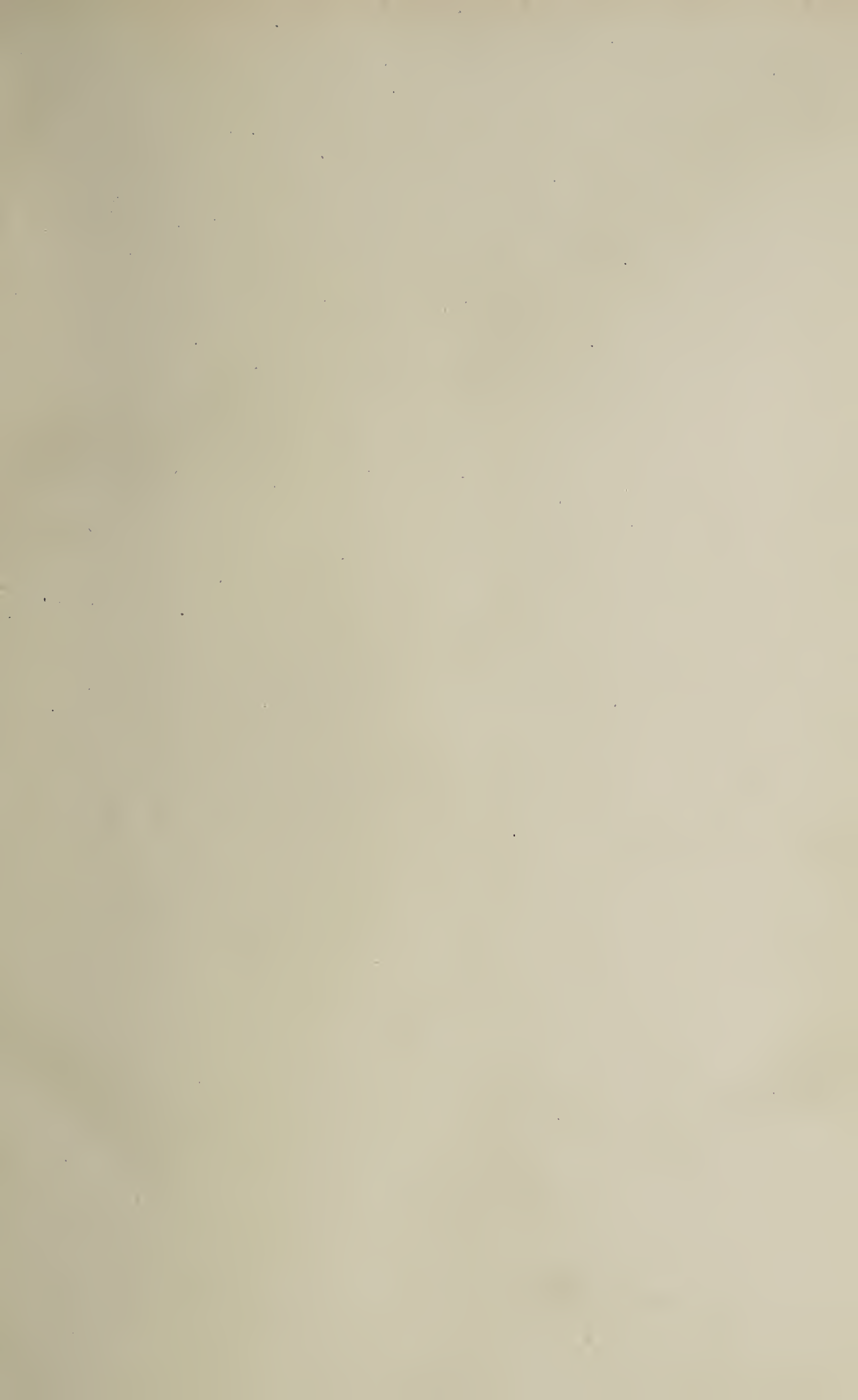








FLORA

ODER

ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG.

FRÜHER HERAUSGEGEBEN
VON DER
KGL. BAYER. BOTANISCHEN GESELLSCHAFT IN REGENSBURG.

96. BAND. JAHRGANG 1906.

HERAUSGEBER: DR. K. GOEBEL
PROFESSOR DER BOTANIK IN MÜNCHEN.

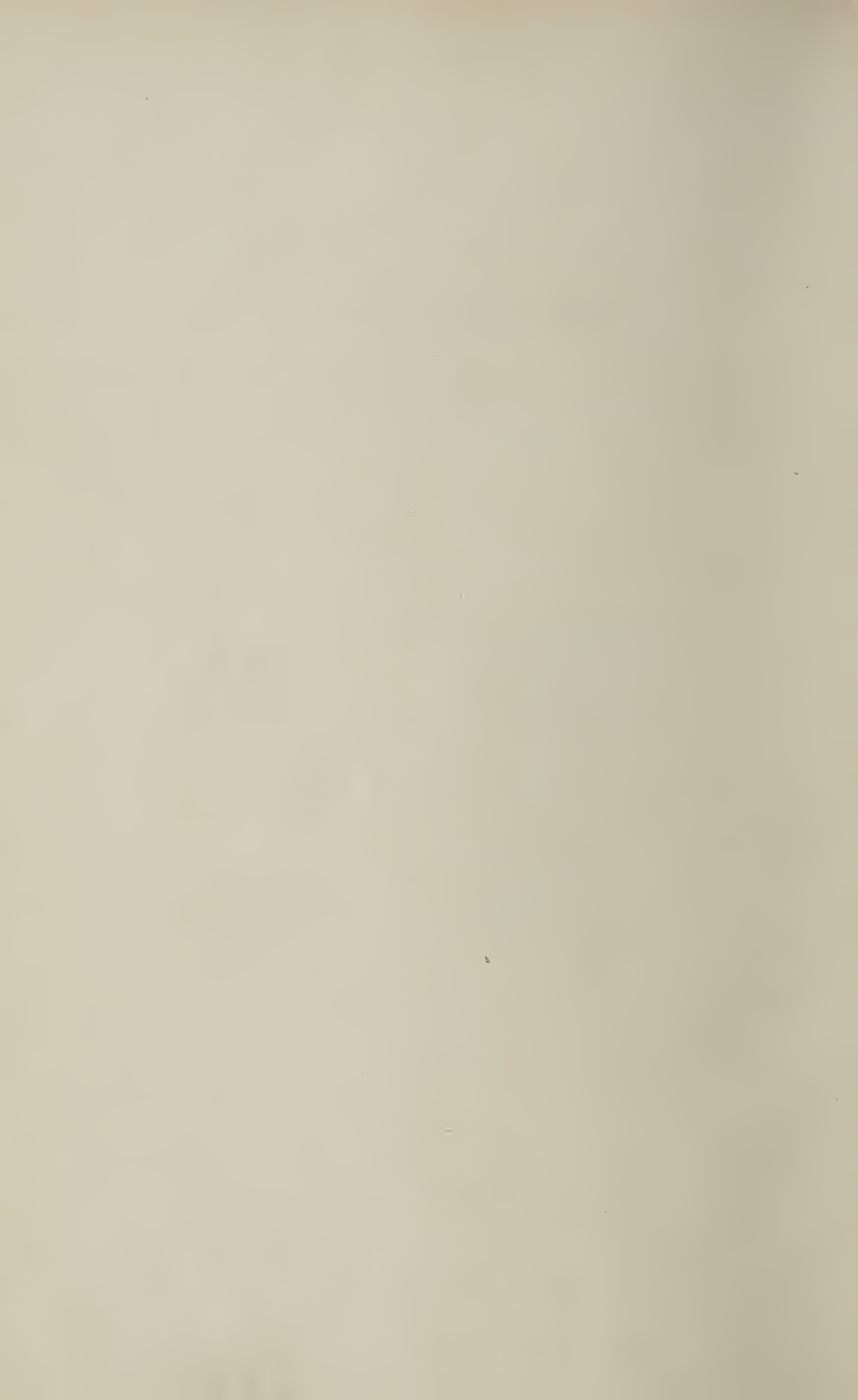
MIT 5 TAFELN UND 258 TEXTFIGUREN.



VERLAG VON GUSTAV FISCHER IN JENA.
1906.

Inhaltsverzeichnis.

Heft I, pag. 1—328 erschien am 24. März.
„ II, „ 329—542 „ „ 25. Juli.



Archegoniatenstudien.

Von K. Goebel.

X. Beiträge zur Kenntnis australischer und neuseeländischer Bryophyten.

Bei einem leider nur kurzen Besuche, welchen ich im Winter 1898/99 dem australisch-neuseeländischen Florengebiet abstattete, war mein Augenmerk namentlich auch auf die Laub- und Lebermoose gerichtet. Wenn ich dabei auch merkwürdige neue Formen, wie Lej. Metzgeriopsis, Treubia, Ephemeropsis oder das lange verschollen gewesene Calobryum[1]), welche ein freundliches Geschick vor 20 Jahren mir in Java in den Weg geführt hatte, nicht auffand, so gedenke ich doch in dankbarer Erinnerung der Freude, welche der Anblick der mächtigen Dawsonien, der prachtvollen Gottscheaarten, der Lebermoose mit großen „Marsupien", der im Vergleich mit anderen thallosen Lebermoosen riesigen Monoclea (von der ich eine andere Art vor Jahren in der Küstenkordillere von Venezuela angetroffen hatte) und anderer Formen mir bereitete. Daß ich trotz kurzer Zeit doch verhältnismäßig viel von der interessanten Flora Neuseelands kennen lernte, verdanke ich namentlich der liebenswürdigen Führung meines verehrten Freundes Dr. L. Cockayne. Ihm möchte ich auch an dieser Stelle danken, ebenso den Herrn F. Stephani und A. Geheeb für die freundliche Bestimmung des getrockneten Teiles meines Materials.

Die folgende Abhandlung enthält einige kleine Beiträge zur Morphologie und Biologie einer Anzahl der untersuchten Formen. Wo es sich dabei um entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen handelte, machte sich mehrfach der Umstand störend geltend, daß nicht alle gewünschten Entwicklungsstadien vorhanden waren. Mögen diese Lücken von anderer Seite bald ergänzt werden!

Die hier mitgeteilten Untersuchungen sind größtenteils schon vor mehreren Jahren niedergeschrieben, aber anderer Arbeiten wegen bis jetzt nicht veröffentlicht worden. Eine Übersicht der hauptsächlichen Ergebnisse findet sich am Schlusse der Abhandlung.

---

1) Vgl. Goebel, Morphologische und biologische Studien. Annales du jardin botanique de Buitenzorg, Vol. VII (1887) und IX (1890).

I. Laubmoose.

A. Radiäre Formen.

I. Dawsonia und Verwandte.

Die Gattung Dawsonia ist aus zwei Gründen von besonderem Interesse, einmal wegen der für ein Laubmoos riesigen Dimensionen, welche einige Arten erreichen — womit auch der hochentwickelte anatomische Bau der Sproßachse zusammenhängt — und dann wegen der merkwürdigen Gestalt der Kapsel und ihres Peristoms. Als ich vor einigen Jahren über den Bau des letzteren ins klare zu kommen suchte[1]), zeigte sich, daß nur schwierig Material für eine solche Untersuchung zu beschaffen war, um so erfreuter war ich, in den Blackspurbergen Viktorias Dawsonia superba und D. longiseta in Menge anzutreffen — man kann an den Rändern der Landstraße, welche nach der „Hermitage" führt, mühelos diese Moose sammeln. Ihre größte Entwicklung aber erreichen sie in feuchten Schluchten, namentlich in den „fern-gullies" der Kolonie Viktoria und in Neuseeland, wo ich Exemplare von D. superba von fast $^1/_2$ m (46,5 cm) Höhe maß. D. longiseta[2]) dagegen bleibt in ihren Dimensionen gegenüber den meisten europäischen

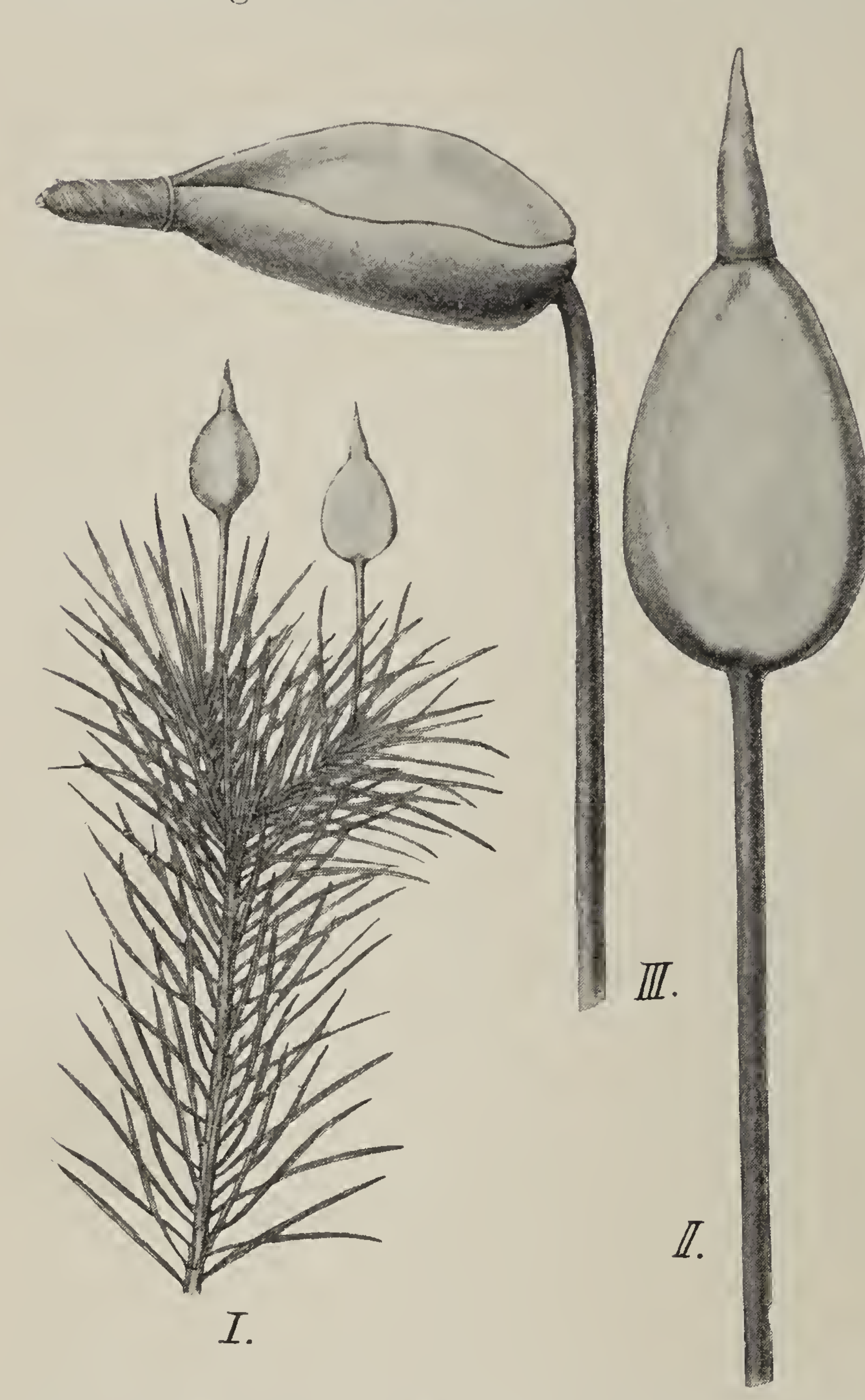


Fig. 1. Dawsonia superba. I. Verzweigtes Exemplar mit zwei jungen, noch unreifen und deshalb aufrechten Sporogonen. II. Junges, noch aufrechtes Sporogon von der flachen Seite. III. Entwickeltes Sporogon. II. und III. $3^1/_3$ mal vergr.

1) Goebel, Über die Sporenverbreitung bei den Laubmoosen. Flora 1895, Bd. LXXX, pag. 483.

2) Ob die Bestimmung dieser Art richtig ist, vermag ich nicht mit Sicherheit zu sagen, da mir kein Vergleichsmaterial vorlag.

Polytrichumarten bedeutend zurück, die Stämmchen erreichen meist eine Länge von noch nicht 1 cm.

Ebenso wie die Polytrichum-Stämme werden die von Dawsonia als durchaus einfach beschrieben. Indes traf ich bei D. superba mehrfach solche an, die in ihrer oberen Region wie gegabelt erschienen (vgl. Fig. 1), wobei jeder der Gabelzweige ein Sporogon tragen kann. Die anatomische Untersuchung (vgl. Fig. 2) zeigte, daß in dem Sproßteil vor der Verzweigung eine Verbreiterung des Zentralstranges, dann eine Trennung in zwei Hälften eintritt, die in die zwei Zweige eintreten. Es ist wahrscheinlich, daß einer von ihnen als Hauptachse, der andere als Seitenachse zu betrachten ist, welche aber sich ebenso stark als die

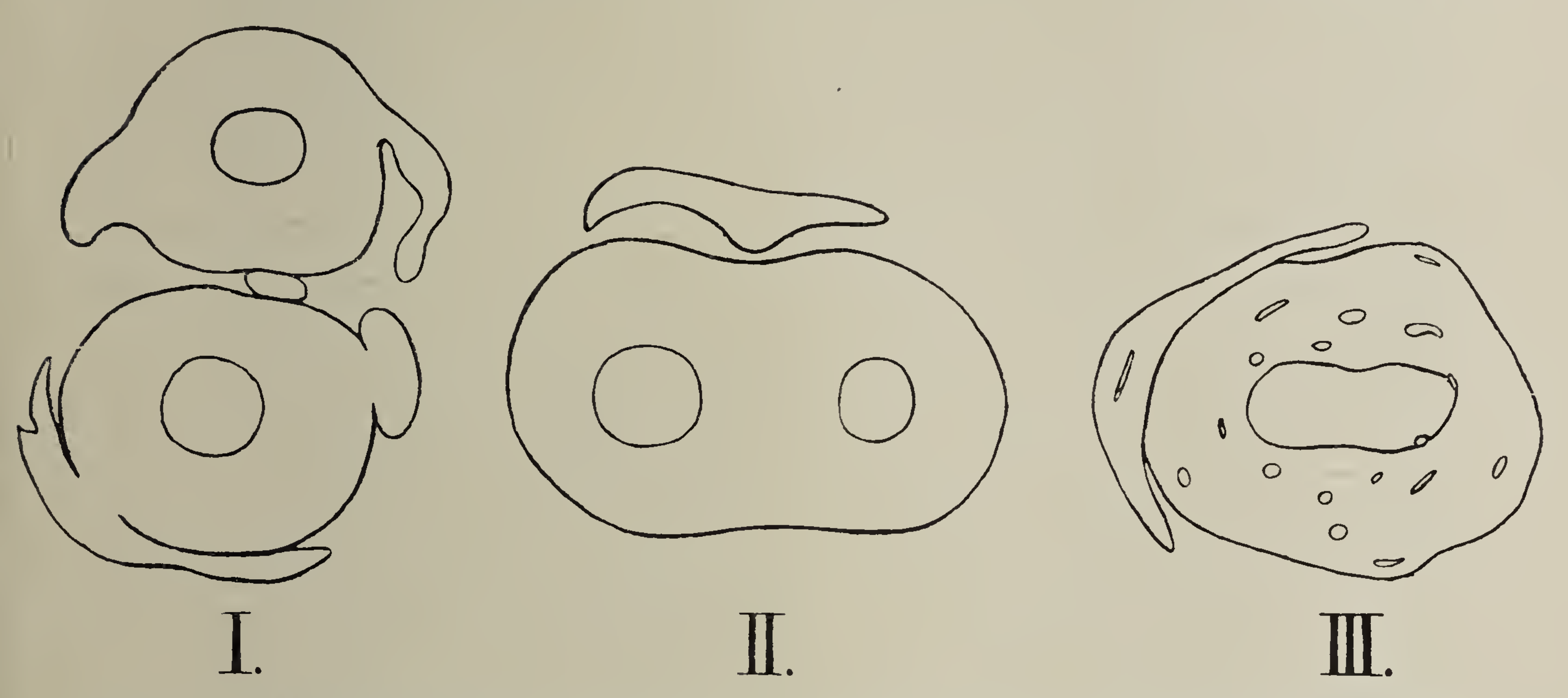


Fig. 2. Dawsonia superba. Querschnitte durch eine verzweigte Sproßachse (III. unterhalb der Verzweigungsstelle, hier auch die Blattspuren eingezeichnet, II. und I. weiter oben.

Hauptachse entwickelt. Es ist aber auch nicht ausgeschlossen, daß diese Verzweigung ebenso wie die an sonst unverzweigten Baumfarnen (z. B. Dicksonia antarctica) gelegentlich auftretende auf eine Beschädigung der Sproßspitze zurückzuführen ist. Sie ist insofern von Interesse, als sie zeigt, daß im oberirdischen Teile Sproßanlagen vorhanden sind, die normal sich nie entwickeln, während andere Polytrichaceen z. B. der schöne, auch in Neuseeland gesammelte Polytrichadelphus dendroides bäumchenförmig verzweigte Sprosse besitzen. Auftreten von Seitensprossen im unteren Teil der Sproßachse von unbeschädigten Stämmchen von Polytrichum commune beobachtete ich bei solchen Pflanzen, welche in Nährlösung bei Lichtzutritt kultiviert wurden; bei Pogonatumarten ist eine Verzweigung bekanntlich nicht selten, so daß sich bei den Polytrichaceen alle Abstufungen von normaler Entwicklung der Seitensprosse

(wenigstens eines Teiles derselben) bis zur habituellen Hemmung vorfinden, die aber auch keine ausnahmslose ist. Bei Polytrichum sind die Astanlagen sogar ziemlich entwickelt[1]), obwohl sie bei den meisten Arten normal nicht austreiben. Welcher Art die Hemmung ist, die dies verhindert, ist nicht bekannt.

Wie lange eine Pflanze von Dawsonia superba braucht, bis sie ein Sporogon hervorbringt (und dann abstirbt), läßt sich natürlich nur durch direkte Beobachtung ermitteln. Doch scheint das Längenwachstum, wenigstens das älterer Exemplare, ein ziemlich langsames zu sein. Um wenigstens einen Anhaltspunkt zu haben, maß ich die Länge der Sproßstücke zwischen je zwei männlichen „Blüten". Diese letzteren durchwachsen bei Dawsonia ebenso wie bei Polytrichum. Die Länge der Sproßachse zwischen zwei männlichen Blüten schwankte zwischen 1,2 und 2,5 cm, sie betrug bei 7 gemessenen Stücken (an 5 verschiedenen Pflanzen) im Mittel 1,7 cm. Nun ist es sehr wahrscheinlich, daß jüngere, noch nicht zur Bildung von Sexualorganen befähigte Pflanzen rascher wachsen als ältere, welche schon Antheridien hervorgebracht haben, ebenso sind wie bei anderen diözischen Moosen die weiblichen Exemplare auch hier die kräftigeren, so daß also ein Jahreszuwachs von etwa 2 cm für die weiblichen Pflanzen zu niedrig gegriffen sein würde. Immerhin aber scheint es mir nicht unwahrscheinlich, wenn wir die Lebensdauer einer Pflanze von D. superba auf eine längere Reihe von Jahren — in manchen Fällen wohl auf über 20 — schätzen. Denn zu dem oberirdischen Teil kommt ein namentlich bei D. superba stark entwickelter unterirdischer Teil, das „Rhizom". Dieses hat eine bedeutende Länge (eines der größten gemessenen war 15 cm lang), es steckt tief im Boden (oft ca. 6 cm) und diese Tatsachen erklären uns auch die Möglichkeit der mächtigen Entwicklung des oberirdischen Teiles, die natürlich nicht nur eine stärkere Bewurzelung im Boden, sondern auch eine stärkere Wasserzufuhr als bei einem kleinen Moose erfordert; es läßt sich auch leicht feststellen, daß die Rhizoiden resp. Rhizoidenstränge mit den Bodenteilchen in enge Verbindung treten und durch eine reiche Gliederung sich auszeichnen.

Die Rhizome traf ich stets unverzweigt; sie sind dreikantig und besitzen Niederblätter, welche im oberen Teil rötliche Spitzen bekommen, wenn sie ans Licht treten und weiter oben dann in die Laubblätter übergehen. Wie die Rhizome so tief in den Boden gelangen, kann ich nicht sagen. Es kann dies aktiv (durch Eindringen in den Boden) oder passiv (durch Erdanhäufung infolge der Tätigkeit von Tieren etc.)

---

1) Vgl. Correns, Brutorgane der Laubmoose, p. 389, 1899.

geschehen, auch könnte man daran denken, daß an den in die Erde eingedrungenen Rhizoiden und Rhizoidensträngen des Protonemas neue Pflänzchen entstehen (was mir am wahrscheinlichsten erscheint), die dadurch dann von vornherein tiefer in der Erde stecken. Doch habe ich diesen bei Catharinea leicht zu beobachtenden Vorgang[1]) bei Dawsonia nicht gesehen, ebensowenig die Entstehung von Seitensprossen an den Rhizomen. Jedenfalls erklärt das stark entwickelte Rhizom von D. superba die Möglichkeit der bedeutenden Entwicklung der oberirdischen Sprosse.

Daß die Rhizoidenbildung bei D. superba eine reichere sein werde, als bei D. longiseta, war von vornherein anzunehmen. Tatsächlich sind bei D. superba auch dicke Rhizoidenstränge und außerordentlich reich verzweigte, schließlich sehr dünn werdende freie Rhizoiden vorhanden, während D. polytrichoides an den untersuchten Exemplaren nur wenige und dünne Rhizoidenstränge neben den freien Rhizoiden aufwies.

Die schon von R. Brown hervorgehobene Übereinstimmung der Vegetationsorgane von Dawsonia mit denen der übrigen Polytrichaceen geht aus den obigen kurzen Angaben ohne weiteres hervor. Sie prägt sich auch im anatomischen Bau aus. Dieser ist gerade bei den Polytrichaceen in letzter Zeit sehr eingehend untersucht worden. Auf Einzelheiten braucht deshalb hier nicht näher eingegangen zu werden, doch kann der anatomische Bau von Dawsonia schon deshalb hier nicht übergangen werden, weil er auch für die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen Dawsonia und Polytrichum mit in Betracht kommt.

Geschichtlich ist Dawsonia dadurch von Interesse, daß bei ihr zuerst von Unger[2]) das Vorhandensein von Blattspuren bei den Moosen nachgewiesen wurde. Über ihre Anordnung habe ich in der Literatur nichts finden können. Sie ist dadurch von Interesse, daß sie im Stämmchen von unten nach oben sich ändert.

Im unteren Teil des Rhizoms sind Blattspuren noch nicht nachweisbar. Bei ihrem ersten Auftreten sind die Blattspuren noch in drei geraden Reihen angeordnet (Fig. 3, I). Geht man weiter nach oben, so sieht man (Fig. 3, II), daß diese Reihen schief werden, es ist, als ob das ganze Stämmchen eine Torsion erfahren hätte. Und weiter oben ist diese Drehung eine sehr starke (Fig. 3, III), es sind die drei Reihen aber immer noch erkennbar. Selbstverständlich handelt es sich

---

1) Die Rhizoidstränge dieses Mooses sind mit den Rhizomen verwechselt worden, so auch noch jüngst von Brotherus (Natürl. Pflanzenfamilien v. Engler-Prantl, I, 3, pag. 671.

2) Unger, Beiträge zur Physiologie der Pflanzen. VII. Über den anatomischen Bau des Moosstammes (Sitz.-Ber. d. k. Akad. d. Wissensch. in Wien, Bd. XLIII, 1861).

nicht um eine nachträgliche Torsion durch Wachstum älterer Teile der Sproßachse, sondern um die durch das eigentümliche Wachstum der Segmente am Scheitel bedingte, welche Correns[1]) als Scheiteltorsion bezeichnet hat. Es wird dadurch bei reichbeblätterten Moosstämmchen eine zweckmäßigere Ausnützung des Lichtes erreicht, als wenn die Blätter in drei Reihen angeordnet wären. Von Dawsonia longiseta stellt Fig. 4 einen Stammquerschnitt dar, man sieht auch hier die drei schrägen Reihen der Blattspuren und bei Polytrichum läßt sich dasselbe beobachten, D. superba aber ist, wie erwähnt, eben dadurch von Interesse, daß hier im Verlauf der Einzelentwicklung der Übergang von der $^1/_3$ Anordnung der Blätter in höhere Divergenzen zu beobachten ist[2]).

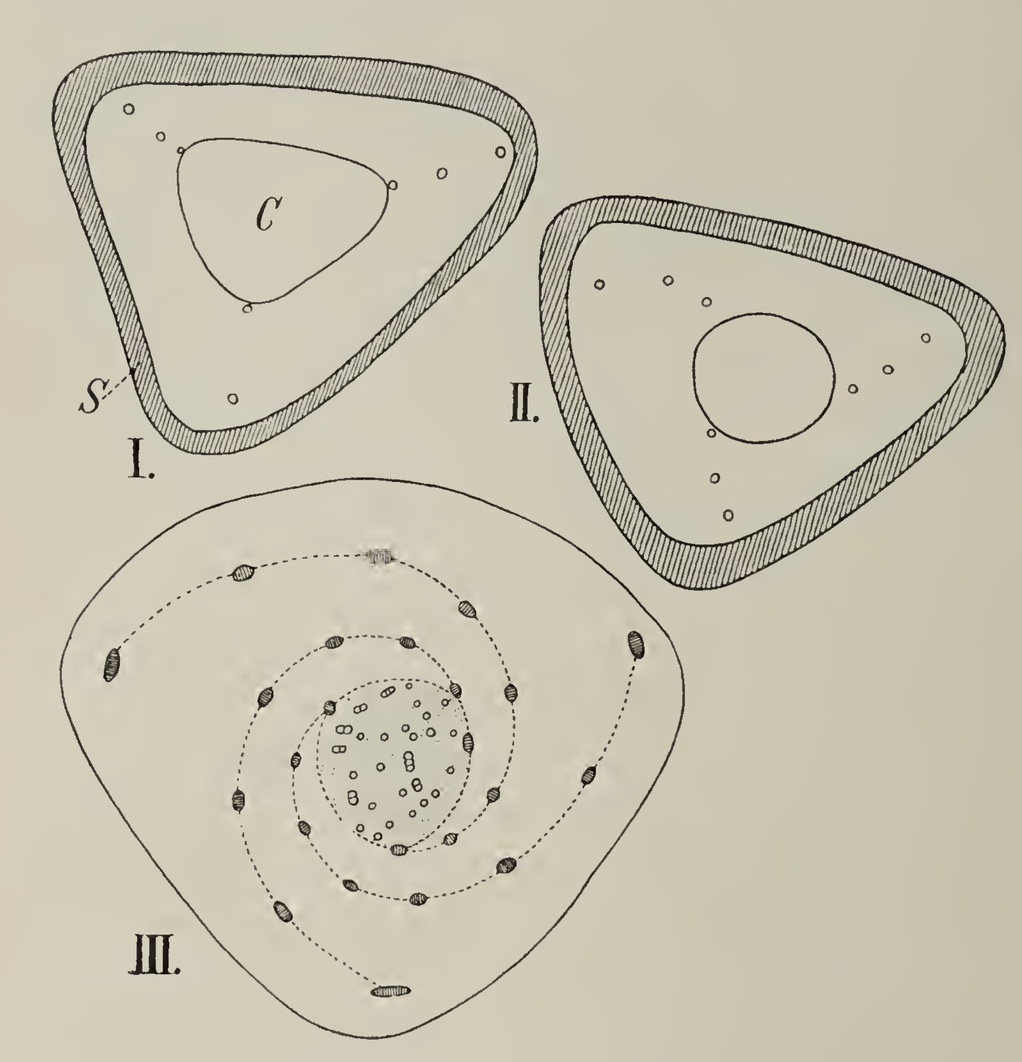


Fig. 3. D. superba. I. und II. Querschnitte durch den unteren Teil der Sproßachse, III. durch den oberen, die Blattspuren sind hier schraffiert und die zusammengehörigen Reihen durch punktierte Linien verbunden.

Für den Vergleich mit dem feineren Stammbau der übrigen Polytrichaceen kommt namentlich die Gattung Polytrichum selbst in Betracht, welche zuletzt von Tansley und Chick[3]) sehr eingehend untersucht worden ist.

---

1) Correns, Über Scheitelwachstum, Blattstellung und Astanlagen des Laubmoosstämmchens (Festschrift f. Schwendener, Berlin 1899, pag. 393).

2) Bei Polytrichum sind die Niederblätter am Rhizom frühe schon in drei schräg verlaufende Reihen angeordnet, wahrscheinlich sind diese aber ursprünglich auch hier gerade.

3) Tansley and Chick notes on the conducting tissue-system in Bryophytes (Annals of botany, Vol. XV, 1900). Von älterer Literatur sei außer den Arbeiten von Unger und Lorentz angeführt: Goebel, Die Muscineen in Schenks Handbuch, pag. 369 (1881 — nicht wie Coesfeld, Bot. Ztg. 1892, pag. 154 zitiert, 1887) und namentlich Haberlandt, Beiträge zur Anatomie u. Physiologie der Laubmoose (Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XVII, 1886). In diesen Arbeiten ist auch weitere Literatur angeführt.

Die Verfasser unterscheiden einen zentralen „Hydrom-Zylinder“, der durch dicke braune Seitenwände ausgezeichnet ist. Er besteht aus „Hydroiden“, welche dünne, stets schief gestellte Querwände haben und keinen lebenden Inhalt oder doch nur Reste eines solchen. Er ist umgeben von einem dünnwandigen „Hydrom-Mantel“, dem eine Stärkescheide angrenzt. Diese ist umgeben von einer Lage von Zellen, die einigermaßen an Siebröhren erinnern (den Leptoiden) und keine Stärke führen, sie bilden den „Leptom-Mantel“. Eine innere Rindenschicht wird noch besonders als „rudimentärer Pericykel“ bezeichnet. Mir scheint, daß man in dem Bestreben, die einzelnen Gewebsformen bei den Moose voneinander zu trennen, neuerdings etwas zu weit gegangen ist und daß die für einzelne Gewebsformen als charakteristisch betrachteten Merkmale, z. B. die auf den Zellinhalt bezüglichen, nicht immer konstant sind. Die „Leptoiden“ können auch Stärke führen, sind also von den stärkehaltigen Parenchymzellen kaum scharf zu trennen und auch sonst ist der Zellinhalt keineswegs ein solcher, daß sich darauf eine scharfe Trennung der Gewebeformen gründen ließe, das zeigt sich meiner Ansicht nach auch bei Dawsonia.

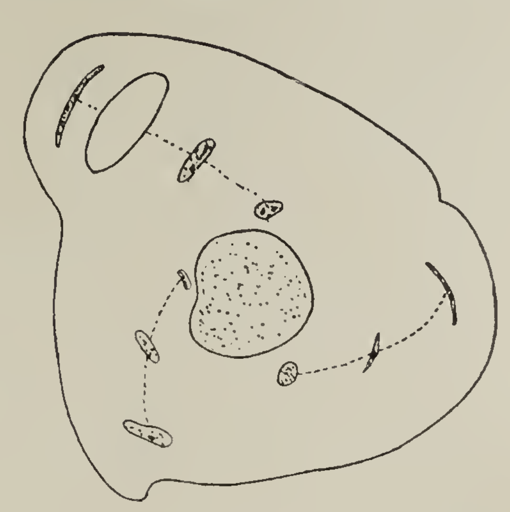


Fig. 4. D. longiseta. Stammquerschnitt, Blattspuren und Zentralzylinder punktiert, oben rechts eine Lücke dadurch gebildet, daß das Blatt mit seinen Seitenteilen mit der Sproßachse zusammenhängt, in der Mitte aber frei ist (vergr).

Was den Stamm anbetrifft, so ist der Bau des Rhizoms von dem des laubblattragenden Teiles wie bei anderen Polytrichaceen unterschieden. Es sei zunächst D. superba erwähnt und vom oberen Sproßteil ausgegangen. Auf einem Querschnitt können wir hier drei Regionen unterscheiden: 1. eine äußere Rindenschicht, ausgezeichnet durch die starke sklerenchymatische Verdickung ihrer englumigen Zellen, deren Wände dunkelgefärbt sind. Diese äußere geht über in die 2. innere Rindenschicht, welche aus Zellen mit weiteren Lumen, weniger stark verdickten und mehr gelblich gefärbten Wänden aufgebaut ist, sie führen meist reichlich Stärke, besonders im innersten Teile. 3. Als dritte Gewebeform ist der umfangreiche Zentralzylinder zu betrachten. In diesem unterschied schon Unger weite dünnwandige[1]) und enge dickwandige Zellen. Erstere vergleicht er den „Spiroiden“[2]) (Gefäßen resp. Tracheiden), letztere den

1) A. a. O. pag. 506 siehe durch einen Druckfehler weite dickwandige.

2) Diese sind in Fig. 3, III — indes nicht vollständig — in den Zentralzylinder eingezeichnet.

Holzfasern. Haberlandt in seiner bekannten Abhandlung „Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Laubmoose“ übernimmt Ungers Vergleich und bezeichnet die Zellen mit verdickten Wänden als „mechanisches Füllgewebe“, „dessen Stereiden wir mit Unger zweifellos den Holzfasern (Libeiformfasern) vergleichen dürfen.“ Haberlandt scheint vorauszusetzen, daß diese Zellen keinen lebenden Inhalt führen, er gibt auch als Grund dafür, daß der Zentralzylinder nicht als ein „Hadromstrang“ angesehen werden könne, an, daß ihn nicht bloß stoffleitende Zellen aufbauen. Tatsächlich aber führten die als „Stereiden“ bezeichneten Zellen bei allen von mir untersuchten Exemplaren lebenden Inhalt. Sie sind auch reich an Stärke[1]). Es kann nicht bezweifelt werden, daß sie wesentlich auch der Stoffleitung (und wohl auch der Stoffspeicherung) dienen. Damit steht im Zusammenhang, daß die Querwände (welche meist schief, oft aber auch quer gestellt sind) dünnwandig sind. Es ist so eine Stoffwanderung namentlich in der Längsrichtung der Stämmchen erleichtert; auf diese aber kommt es natürlich vorzugsweise an, da ja das ganze vegetative Leben schließlich in den Dienst der Sporenbildung gestellt wird. Auch auf den Längswänden finden sich gelegentlich, aber nicht häufig dünnere Stellen, die man als seichte Tüpfel bezeichnen kann. Daß diese Zellen auch eine mechanische Bedeutung haben, speziell die des Schutzes der Wasserleitungsröhren, soll natürlich nicht bestritten werden, aber die Arbeitsteilung ist nicht so weit vorgeschritten, wie es nach Ungers und Haberlandts Ansicht[2]) der Fall wäre; will man diese Zellen mit denen höherer Pflanzen vergleichen, so könnte man sie eher dem „Leitparenchym“ an die Seite stellen, welches auch bei Catharinea sich im Zentralstrang vorfindet (s. unten).

Die wasserleitenden Zellen oder Hydroiden sind viel weiter als die stärkeführenden und dünnwandig, namentlich sind sie aber auch sehr viel länger als diese, das muß hervorgehoben werden, weil es nach einer Abbildung Ungers scheinen könnte, als ob sie etwa dieselbe Größe hätten (Taf. III Fig. 32). Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß Unger nur Stücke der Hydroiden bei der Isolation bekommen hat.

---

1) Selbstverständlich wird die Stärkemenge vom Entwicklungszustand der Pflanzen abhängen.

2) Vgl. auch Haberlandt, Physiolog. Pflanzenanatomie, 2. Aufl., pag. 303 — „im oberirdischen Stämmchen der neuseeländischen Polytrichacee Dawsonia superba sind zwischen den wasserleitenden Elementen des Leitbündels dickwandige mechanische Zellen eingeschaltet, die man unzweifelhaft mit Libriformfasern vergleichen darf“.

Messungen der Länge der letzteren sind schwierig auszuführen, weil die sehr schief gestellten und sehr dünnen Endwände nicht leicht erkennbar sind, eine Isolierung ganzer Hydroiden aber gelang mir nicht. Diese Wände sind vielleicht zum Teile mit Öffnungen versehen, was eine Annäherung an die Gefäßbildung höherer Pflanzen darstellen würde, indes war ich nicht imstande, Durchbrechungen mit Sicherheit nachzuweisen, es ist bei so dünnen Zellwänden schwierig zu ermitteln, ob ein Stück resorbiert ist oder nicht; wo das erstere auf Querschnitten der Fall zu sein scheint, könnte es sich auch um eine Zerreißung der dünnen Wandstelle durch das Messer handeln. Daß es sich bei den jetzt als „Hydroiden“ bezeichneten Zellen der Polytrichaceen um Wasserleitungsbahnen handle, habe ich 1881 (a. a. O.) als wahrscheinlich bezeichnet [1]) und Haberlandt hat diese Vermutung später experimentell bestätigt. Bei Dawsonia läßt sich die Funktion der weiten Hydroiden besonders leicht demonstrieren. Ich schnitt ein lebendes Exemplar in Australien so durch, wie man das zur Demonstration des negativen Luftdrucks in den Gefäßbahnen höherer Pflanzen zu tun pflegt, d. h. so, daß die unverletzte Sproßachse in eine gefärbte Flüssigkeit herabgebogen und dann an der Biegungsstelle durchschnitten wurde. Da ich keine andere Farbstofflösung zur Verfügung hatte, benutzte ich Tinte. Die blaue Flüssigkeit drang beiderseits in 35 Sekunden in die weiten Hydroiden und nur in diese etwa 1 cm weit ein. In Sprossen, welche zwei Stunden lang in Tinte eingetaucht standen, war diese (im Maximum) 3 cm hoch gestiegen; der Zentralstrang, welcher sonst weiß erscheint, sieht dann wie eine dunkle Linie aus. Daß bei längeren Einwirkungen auch Membranfärbung eintreten kann, ist klar. Aber das rasche Eindringen beim Durchschneiden beruht jedenfalls auf einem Aufsteigen der Flüssigkeit im Zellumen, eine Flüssigkeit, welche die Zellwände leichter durchdringt, als das bei der Tinte der Fall ist, würde natürlich bedeutendere Steighöhen ergeben haben [2]).

Der Bau der Blattspuren ist auf verschiedener Höhe derselben ein ziemlich verschiedener (Fig. 5, I—III). Gehen wir zunächst aus von den „jüngsten“ Blattspuren, den mit dem Zentralzylinder verschmelzenden (Fig. 5, III), so bestehen diese nur aus Hydroiden (mit X bezeichnet), welche sich an die Hydroiden des Zentralzylinders (*a*) anschließen. Dabei entstehen meist größere Hydroidengruppen, und diese zeigen die interessante Tatsache, daß ihre Wände zum Teil (namentlich an den Ecken) stärker verdickt und gebräunt sind, oder mit anderen Worten,

1) Die Muscineen. Schenks Handbuch, Bd. I, p. 370. 1881.

2) Vgl. die Zahlen Haberlandts a. a. O. pag. 416.

es tritt hier eine Annäherung an das Verhalten von Polytrichum ein, wo der Zentralzylinder (resp. dessen wasserleitender Teil) nur aus Hydroiden mit verdickten gebräunten Wänden besteht. Wir sehen also, daß auch bei dieser scheinbar so abweichend gebauten Polytrichacee die charakteristische Gestaltung der Hydroiden auftritt resp. angedeutet wird, sobald diese in größerer Anzahl zusammenliegen. Vergleichen wir damit eine Blattspur ganz an der Peripherie (Fig. 5. I), so gewährt sie ein wesentlich anderes Bild. Sie erscheint als eine bandförmige Zellgruppe, in welcher die Hydroiden sehr wenig hervortreten. Am auffallendsten ist eine Reihe von etwa zehn großen Zellen, die den „Leptoiden" ihrer Stellung und Gestalt nach entsprechen (Fig. 5, I *l*), reich an Inhalt

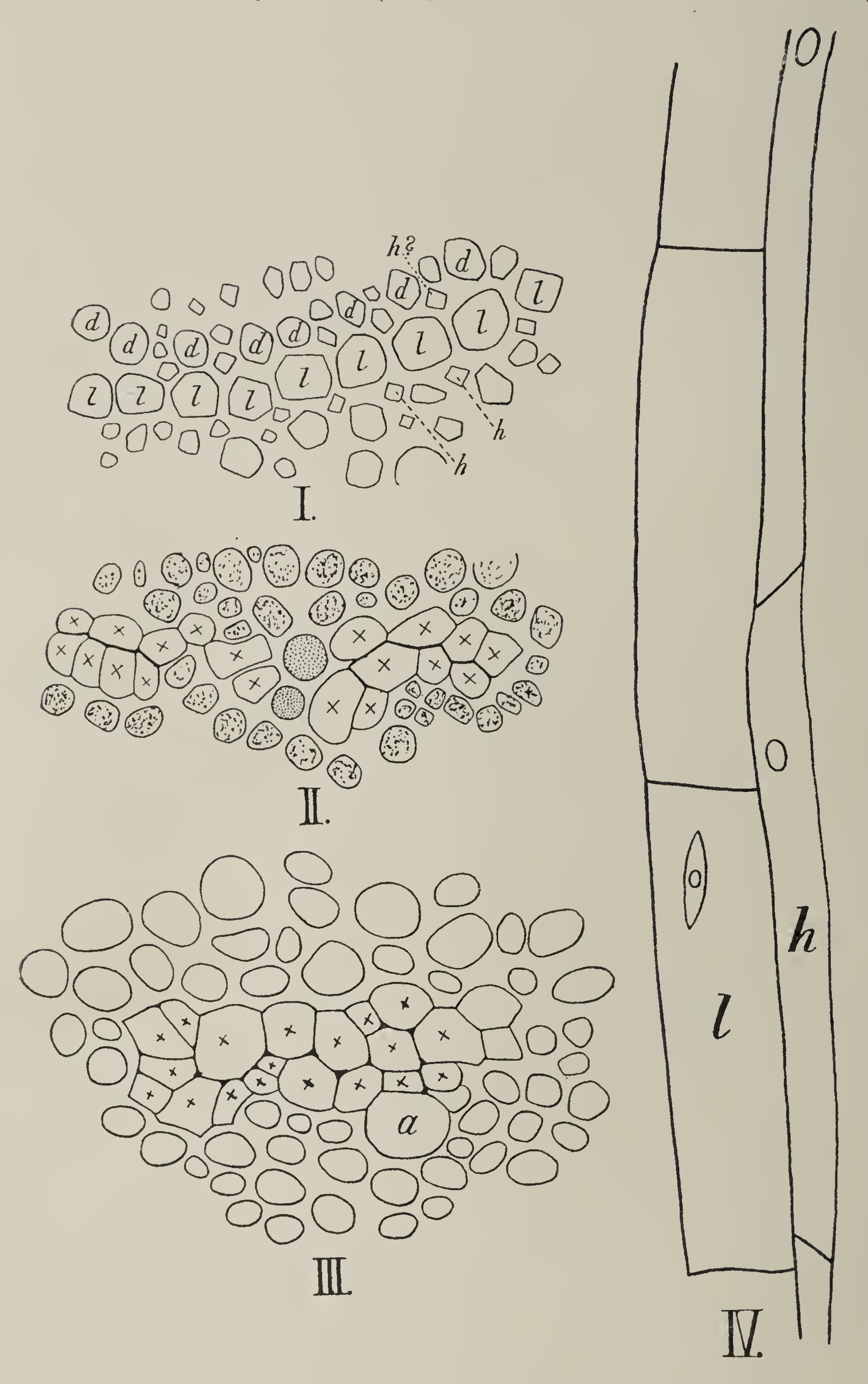


Fig. 5. Dawsonia superba. I—III Querschnitte durch Blattspuren stark vergr. Die Hydroiden teils mit *h*, teils durch Kreuze bezeichnet, IV. Längsschnitt durch den oberen Teil einer Blattspur, *l* „Leptoid", *h* „Hydroid", beide mit Protoplasma und Zellkernen versehen.

sind, aber auch Stärke führen, wenigstens im Stamm, im Blatte selbst sind sie oft stärkefrei. Sie haben helle Wände und ein annähernd quadratisches Lumen, parallel mit ihnen verlaufen andere vom Stammgewebe weniger scharf abgegrenzte, gleichfalls stärkeführende Zellen (in Figur mit *d d* bezeichnet). Die Hydroiden treten als kleine, zwischen die stärkeführenden Zellen eingestreute, übrigens plasmaführende und mit einem Zellkern versehene (vgl. Fig. 5, IV) Zellen (Fig. 5, I *h*) scheinbar auf beiden Seiten der mit *l* bezeichneten Zellen auf, indes habe ich nur bei den nach innen liegenden einen Übergang in zweifellose Hydroiden nachweisen können. Die äußeren Hydroiden treten durch ihre dicken, braunen Wände weniger scharf hervor, indes möchte ich doch auch sie für Hydroiden halten. Jedenfalls ist die Zahl der Hydroiden in der Blattspur eine größere als bei irgend einer anderen mir bekannten Polytrichacee, bei einigen Formen sinkt die Zahl der Hydroiden in der Blattspur auf drei herab. An weiter nach innen liegenden Blattspuren treten die stärkeführenden Zellen weniger hervor, sie bekommen dickere, braune Wände und ein kleines, mehr abgerundetes Lumen, nähern sich also in ihrer Beschaffenheit den Zellen der Stammrinde. Die Hydroiden dagegen vergrößern sich und treten durch ihre dünnen Wände und ihre Inhaltslosigkeit hervor. Namentlich an den beiden Enden des Blattspurdurchschnitts sieht man dann Hydroidengruppen, die in der Mitte noch durch einige stoffleitende Zellen getrennt sind (Fig. 5, II). Je näher die Blattspur dem Zentralzylinder kommt, desto mehr verschwinden die letzteren, und schließlich legt sich die nur noch aus Hydroiden bestehende Blattspur an Hydroiden des Zentralzylinders an. Es ist hier also besonders deutlich, daß die physiologisch gleichwertigen Zellen in Blattspur und Sproßachse miteinander in Verbindung treten.

Überblickt man die Wasserökonomie von Dawsonia, soweit sie sich nach dem anatomischen Bilde beurteilen läßt, so ist zunächst daran zu erinnern, daß, wie bei anderen Polytrichaceen, die Blattspuren sehr lange im Stengel verlaufen, ehe sie sich an den Zentralzylinder ansetzen. Ihre Hydroiden werden also, wenn sie gefüllt sind, verhältnismäßig ansehnliche Mengen Wassers enthalten, dieses kann sowohl nach dem Zentralzylinder, als nach dem Blatt hin abgegeben werden. Es ist wohl nicht zu bezweifeln, daß auch vom Blatte her Wasser in den Stamm eintreten kann, und die Blätter haben ja einerseits in ihren Lamellen, andererseits in ihren langen, der Sproßachse anliegenden Scheiden Hohlräume, mittelst deren sie Wasser festhalten und aufnehmen können. Darin ist vielleicht der Unterschied des Baues der Blattspuren der Polytrichaceen gegenüber den Samenpflanzen begründet.

Bei diesen nehmen die Hydroiden (besonders deutlich bei den Monokotylen) im unteren Teil der Blattspur ab, bei Dawsonia nehmen sie zu.

Vergleicht man den Bau von Dawsonia mit dem von Polytrichum[1]), so tritt als Hauptunterschied der hervor, daß im Zentralzylinder von Dawsonia außer den „Hydroiden" noch andere Zellen vorhanden sind. Dem entspricht auch, daß die Hydroiden der Blattspuren hier nicht zu einem Ringe verschmelzen wie bei Polytrichum, sondern sich einzeln einzelnen Hydroidgruppen des Zentralzylinders ansetzen. Denkt man sich die Hydroidgruppen der innersten Blattspuren einander sehr genähert und betrachtet man das stärkereiche Gewebe in der Peripherie des Zentralzylinders als dem „Stärkering" von Polytrichum entsprechend, so erhält man schon eine bedeutende Annäherung an den Bau des letzteren.

Die Frage, ob die Dawsoniastruktur von der Polytrichumstruktur abzuleiten sei, beantwortet Haberlandt bejahend. Er sagt (a. a. O. pag. 401): „Wenn sich, was zweifellos ist, die Gattung Dawsonia von einer schwächeren, polytrichumähnlichen Form herleitet, so fragt es sich nun, in welcher Weise die Umwandlung des Zylinders vor sich gegangen ist"; er meint ferner, daß bei Dawsonia die zugfeste Konstruktion der unterirdischen Teile „lokalmechanischer Zwecke" halber auch in den oberirdischen biegungsfesten Stammteilen beibehalten worden sei.

D. longiseta hat trotz ihrer geringen Größenverhältnisse im unteren Teil des Stämmchens denselben Bau wie D. superba, nur mit weniger massiger Ausbildung der einzelnen Gewebeformen. Im oberen Teile des Stämmchens, welches sehr bald zur Bildung von Archegonien schreitet, bietet der Querschnitt ein Bild dar, das mehr an das bei Polytrichum bekannte erinnert, zumal um den Zentralzylinder herum sich ein (nicht vollständiger) Ring von Zellen mit gebräunten Wänden findet. Indes besteht auch hier der Zentralzylinder nicht ausschließlich aus Hydroiden und es ist bekannt, daß auch sonst Änderungen in seinem Bau eintreten, wenn ein Sporogon sich entwickelt, so daß man meiner Ansicht nach D. longiseta nicht als Stütze für die oben angeführte Haberlandtsche Hypothese (die ihr Autor als zweifellos betrachtet) benutzen kann. Stellt man sich, wie Haberlandt, zunächst auf den teleologischen Standpunkt, so wird man die Struktur des Zen-

1) In der neuesten Besprechung der Polytrichaceen-Anatomie (v. Wettstein, Handbuch der systematischen Botanik, II, 1, pag. 22) sind die Gewebe irrtümlich bezeichnet. Der zentrale Hydroidenzylinder wird dort als „die mechanischen Elemente des Zentralstranges" betrachtet, in den Blättern die „Leptoiden" als „xylemartige Elemente" aufgeführt, während die kleinen Hydroiden ganz übersehen sind.

tralzylinders von Dawsonia nicht in erster Linie auf „lokalmechanische Zwecke" zurückführen können. Denn wir sahen, daß die „mechanischen" Zellen lebende, an der Stoffleitung beteiligte sind und fassen daher die Vergrößerung der Leitungsbahnen, welche durch das Vorhandensein dieser Zellen im Zentralzylinder gegeben ist, als das Primäre auf, die mechanische Bedeutung als das Sekundäre. Die bedeutende Größe, welche D. superba erreicht, ist meiner Ansicht nach durch die Ausbildung einer großen Zahl baustoffleitender und -speichernder Zellen ermöglicht worden. Diese Auffassung wird gefestigt durch das Verhalten anderer Polytrichaceen.

Wie Haberlandt gezeigt hat, treten im Zentralzylinder von Catharinea undulata die Hydroiden in unregelmäßigen Reihen auf, zwischen welchen englumige Leitparenchymzellen stehen, welche Haberlandt als dem Holzparenchym analog betrachtet. Dieses Leitparenchym findet sich aber in der Regel nur in den weiblichen Pflanzen, bei denen die Beziehung zur Ernährung des Sporogons ja auf der Hand liegt, nicht in den männlichen. Diesem Leitparenchym entsprechen offenbar, wie schon oben bemerkt, auch die sog. „Stereiden" im Zentralzylinder von Dawsonia, die nebenbei auch noch eine mechanische Funktion haben.

Die mechanische Funktion der Zellen mit verdickten Wänden scheint mir bei den Moosen allzusehr in den Vordergrund gestellt worden zu sein. Käme sie wirklich ausschließlich in Betracht, so wären viele Moose geradezu verschwenderisch damit ausgestattet, jedenfalls nicht nach dem Prinzipe, daß mit dem geringsten Materialaufwand die größte notwendige Festigkeit erzielt werden sollte. Abgesehen von der Bedeutung der Membranverdickungen als Schutz gegen Transpiration, Tierfraß etc. kommen gewiß noch andere Faktoren in Betracht[1]), die uns derzeit unbekannt sind, da unsere Kenntnis der Stoffwechselerscheinungen und des inneren Aufbaus der Moose noch eine mangelhafte ist.

Was den Bau des Rhizoms von Dawsonia anbelangt, so stimmt er im wesentlichen mit dem anderer Polypodiaceen überein. Von diesen hat Haberlandt gezeigt, und Tansley und Chick haben das noch weiter betont, daß der anatomische Bau eine gewisse Ähnlichkeit mit dem der Wurzeln höherer Pflanzen aufweist, speziell was die Verteilung

1) Vgl. z. B. die Bemerkung in Organographie, pag. 362 über Andreaea. Auch bei den Niederblättern von Pterobryella longifrons (a. a. O. Fig. 242, 3) tritt besonders deutlich hervor, daß die sklerotische Beschaffenheit der Blattzellen nicht mechanisch in Betracht kommen kann. Wie hier die Zellhautverdickung eine schützende Funktion hat, so auch im Stämmchen, wo dazu noch die mechanische kommt.

der „mechanischen“ Zellen betrifft[1]). Es fehlen demgemäß im Dawsoniarhizom (Fig. 6) die im Stämmchen so auffallenden Einrichtungen zur Herstellung der Biegungsfestigkeit. Das Rindengewebe ist viel weniger entwickelt als im Stamm. Der Zentralzylinder ist dreilappig, die Einbuchtungen entsprechen den drei Kanten des Rhizoms, an denen die Niederblätter inseriert sind. Die Dreilappigkeit des Zentralzylinders steht (was, wie mir scheint, nicht genügend hervorgehoben worden ist), mit der ursprünglich dreireihigen Blattstellung in Beziehung. Die Furchen des Zentralzylinders entsprechen den drei Blattreihen, hier verlaufen die Leitungsbahnen, welche den Rhizoiden Eiweißstoffe usw. zuführen, sie setzen sich nach oben an die Blattspuren an.

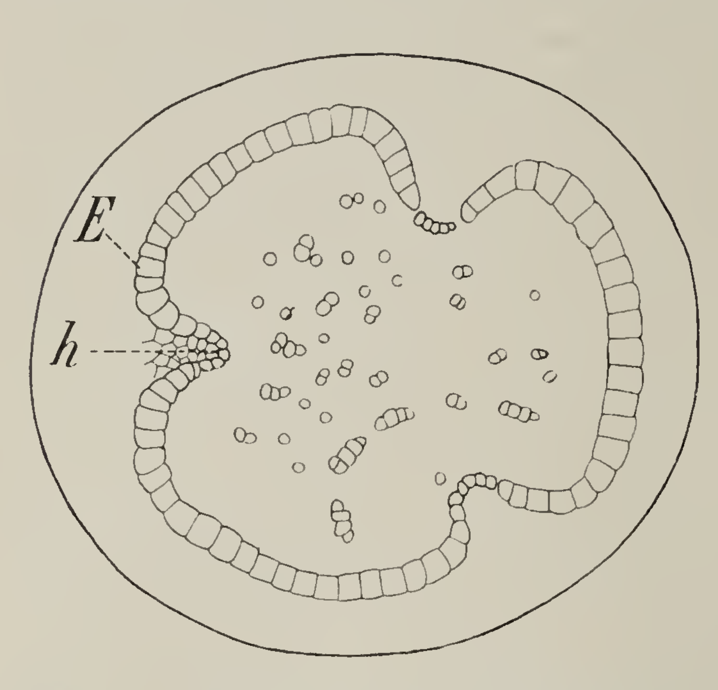


Fig. 6. Querschnitt durch das Rhizom von Dawsonia superba. Rinde im Verhältnis zum Zentralzylinder sehr wenig entwickelt. *E* Endodermis, *h* wahrscheinlich Hydroiden. Im Zentralzylinder sind die Hydroiden angedeutet.

Die „Endodermis“, welche die drei Lappen des Zentralzylinders außen bedeckt, ist auch bei Dawsonia sehr deutlich, ihre Zellen sind gelegentlich auch durch perikline Wände geteilt und an den Stellen, an denen die Endodermis in den Furchen unterbrochen ist[2]), sieht es aus, als ob durch Fächerung der Endodermiszellen eine Vermehrung des sonst spärlich ausgebildeten Rindengewebes eingetreten wäre (Fig. 7). Daß die Reduktion des Rindengewebes in kausaler Beziehung steht zu der Reduktion der

1) Vgl. die Anmerkung auf pag. 13. Es ist klar, daß im Rhizom der Schutz gegen Wasserverdunstung wegfallen kann, der im Stämmchen durch die stark verdickten äußeren Zellen ähnlich wie bei Holzpflanzen durch den Peridermmantel ausgeübt wird. — Wenn Tansley und Chick dünnwandige lebende Zellen, welche den „central strand“ umgeben, als „Pericykel“ bezeichnen, so ist das, wie mir scheint, eine rein topographische Nomenklatur; der Pericykel ist in den Wurzeln höherer Pflanzen doch nicht nur durch seine Lage, sondern auch durch die Fähigkeit zu Neubildungen ausgezeichnet, welche dem als „Pericykel“ bezeichneten Gewebe des Polytrichumrhizoms durchaus fehlt. Es fehlt ferner an einer Übereinstimmung zwischen der Lage der „Hydroiden“ und der der Gefäße resp. Tracheiden in einer triarchen Wurzeln und in Ähnlichkeit ist, wie im Text angeführt, vor allem auch die dreireihige Blattstellung bedingt.

2) Man findet hier meist eine nach außen konkave Reihe braunwandiger Zellen, welche wohl als mit den Blattspuren in Verbindung stehende Hydroiden zu betrachten sind (*h* Fig. 6).

Blattbildung, kann wohl keinem Zweifel unterliegen. Damit aber ist auch eine Reduktion der sonst in der Rinde verlaufenden Leitungsbahnen gegeben. Die Tatsache, daß die „mechanischen“ Bestandteile im Rhizom im Zentralzylinder auftreten, führen Haberlandt und seine Nachfolger darauf zurück, daß die Rhizome nicht auf Biegungs-,

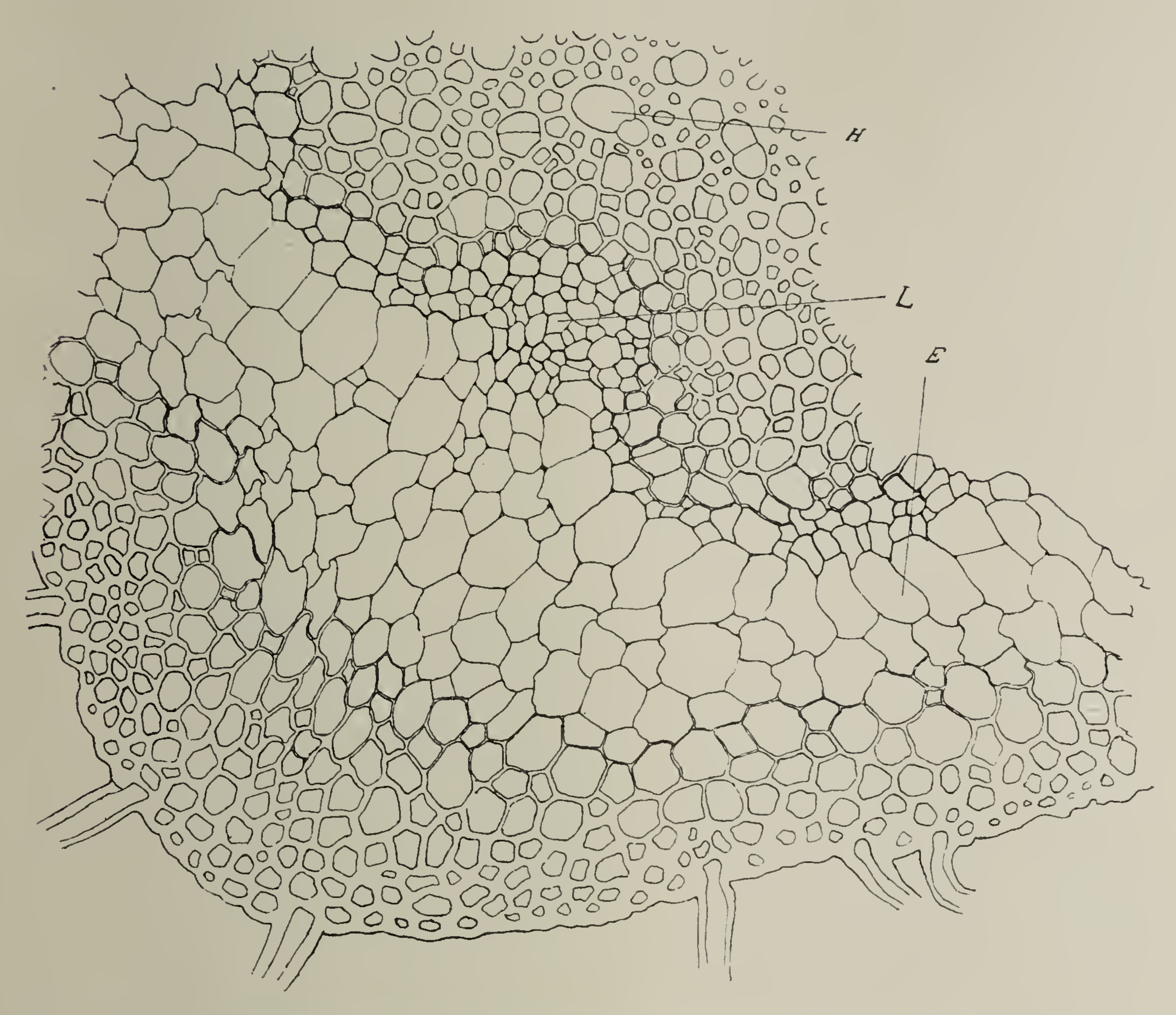


Fig. 7. Dawsonia superba. Querschnitt durch einen Teil des Rhizoms weiter oben geführt, als der in Fig. 6 abgebildete und stärker vergrößert.

sondern auf Zugfestigkeit in Anspruch genommen seien. Das letztere ist gewiß richtig. Aber primär ist die Funktion der „mechanischen“ Zellen auch hier eine stoffleitende. Der Zentralzylinder führt dem wachsenden Ende des Rhizoms, so lange dieses noch keine Laubbältter entwickelt hat, wenigstens einen Teil der nötigen Baustoffe zu[1]), ebenso wie dies bei Dawsonia auch in den Laubsprossen der Fall ist. Später ist die Funktion dieser Zellen dann auch eine mechanische.

1) Ich fand lebenden Inhalt mit Stärkekörnern in den Zellen des Zentralzylinders von Polytrichum (mit Ausnahme der Hydroiden), welche dem Anschein nach schon ihre definitive Wandverdickung besaßen. Am meisten Stärke findet sich in dem innern Teile der Einbuchtungen des Zylinders.

Wir gewinnen so, wie mir scheint, eine einheitlichere Auffassung des in vielen Beziehungen so merkwürdigen Baues des Polytrichaceenstämmchens, als wenn wir, wie bisher, einseitig die mechanischen Leistungen in den Vordergrund stellen. Will man phylogenetische Hypothesen aufstellen, so kann man annehmen, daß ursprünglich alle Polytrichaceen einen aus Hydroiden und Leitparenchym (mit später verdickten Wänden) zusammengesetzten Zentralzylinder besessen haben, wie er jetzt noch im Stämmchen von Dawsonia superba und (teilweise) von Catharinea, sowie im Rhizom von Polytrichum auftritt. Auch wo wie bei Pygonatum aloïdes der im Boden steckende Teil sehr kurz bleibt, hat er dieselbe Struktur, später findet im basalen Teil des Stämmchens hier eine ungemein starke Verdickung auch der Hydroidenzellwände statt (Fig. 8), so daß auch hier deutlich hervortritt, daß ein und dieselbe Zellform verschiedenen Funktionen angepaßt sein kann. Bei den meisten Polytrichaceen wäre dann eine Sonderung der Leitungsbahnen eingetreten, vielleicht in Verbindung damit, daß durch die Lamellenbildung auf den Blättern die Assimilationstätigkeit und die Entwicklung des Rindengewebes (das jetzt die Baustoffleitung übernimmt) sich vergrößerte. Dawsonia superba aber hätte den ursprünglichen Bautypus beibehalten und dadurch (da auch im Zentralzylinder außer den Hydroiden noch baustoffleitende Gewebe sich einfinden) die Möglichkeit erhalten, so bedeutende Dimensionen zu erreichen.



Fig. 8. Pogonatum aloides. Querschnitt durch den unteren Teil des Stämmchens, Hydroiden des Zentralzylinders mit stark verdickten Wänden.

Derartige phylogenetische Spekulationen sind natürlich unsichere Vermutungen, aber sie scheinen mir immerhin noch besser begründet, als Haberlandts Ableitung der Dawsonia- von einer Polytrichumstruktur. Aber auch die teleologische „Erklärung“ der Verschiedenheit des Baues des Rhizoms und der oberen Sproßachse bei Polytrichum ist, wie oben hervorgehoben, keine befriedigende, namentlich nicht die Hervorhebung der Tatsache, daß diese darauf zurückzuführen sei, daß das Rhizom zugfest, die Sproßachse biegungsfest gebaut sein muß. Wäre diese Beziehung ausschlaggebend, so sollte man erwarten, daß auch andere mit einem Rhizom versehene Moose ähnliche Differenzen aufweisen würden.

Hypopterygium filiculaeforme besitzt, wie der Artname besagt, einem feinzerteilten Farnblatt ähnliche oberirdische Sproßsysteme, die aus einem kriechenden Rhizom entspringen. Die Sproßachse, welche einem Blattstiel gleicht, hat unterhalb der 2—3 äußersten Rindenschichten, welche ziemlich dünnwandig sind, einen mehrschichtigen Ring aus Zellen mit stark verdickten, braungefärbten Zellen, den wir als „Steifungsring" betrachten können. Im Rhizom — das wohl ebenso auf Zug in Anspruch genommen werden wird, wie das von Polytrichum — ist aber nicht etwa zentral gelagertes „mechanisches" Gewebe vorhanden. Dieses hat vielmehr dieselbe Lagerung wie im oberen Teil der Sproßachse, nur ist es weniger ausgebildet, was auch für die anderen Gewebe zutrifft. Ähnlich wie hier ist auch im Polytrichaceenrhizom der hier vertretenen Ansicht nach die Gewebegliederung auf einer primitiveren Stufe stehen geblieben und Dawsonia superba hat diesen weniger differenzierten, primitiveren Charakter auch in den oberirdischen Sproßachsen beibehalten. Wir werden sehen, daß dasselbe auch für einen andern wichtigen Charakter dieser Gattung gilt, für das Peristom. Für den anatomischen Bau aber besteht der primitivere Typus in Folgendem.

1. Die Sonderung der Gewebeformen ist eine weniger scharfe als bei Polytrichum, speziell der Unterschied zwischen Leptoïden und stärkeführenden Parenchymzellen.

2. Die Verteilung resp. Sonderung der Gewebe ist nicht so weit fortgeschritten wie dort, es sind Hydroiden und andere Zellen im Zentralzylinder vereinigt, und in dessen Umgebung ist die Sonderung, welche bei Polytrichum eintritt, höchstens andeutungsweise erkennbar.

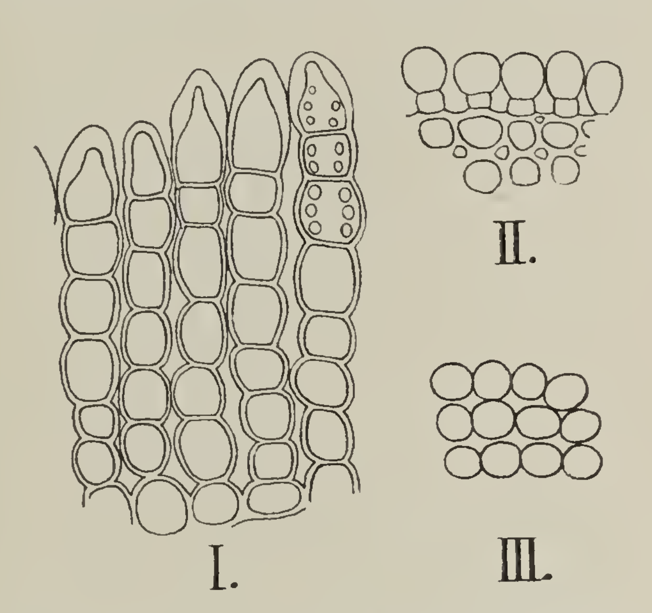


Fig. 9. Dawsonia longiseta. I. Querschnitt durch die Lamellen der Blattfläche. II. Querschnitt durch den basalen Teil des Blattes, Lamellen auf zwei, teilweise eine einzige Zelle reduziert. III. Querschnitt durch die Lamellen, welcher ihre dichte Stellung zeigt.

Über die Blattanatomie sei hier nur weniges bemerkt. Seit lange ist bekannt, daß die Dawsoniablätter ganz ähnliche Lamellen haben, wie fast alle anderen Polytrichaceen, dagegen scheint die Beziehung des Baues der Lamellen zu den Lebensbedingungen nicht näher untersucht worden zu sein. Die beiden untersuchten Arten stimmen im Bau der Lamellen zwar der Hauptsache nach überein. Aber es scheint mir von Interesse, hervorzuheben, daß D. longiseta (Fig. 9), welche trockenere

Standorte bewohnt als D. superba, von dieser im Bau der Lamellen doch etwas abweicht. Einmal nämlich sind die Lamellen dichter gestellt, sie werden also das einmal kapillar aufgenommene Wasser auch gegen Verdunstung länger schützen, und dann ist bei ihnen eine Erscheinung schärfer ausgeprägt als bei D. superba, welche sich auch bei den Lamellen einiger anderer Polytrichaceen findet. Die Tatsache nämlich, daß die äußersten Zellen der Lamellen in Bau und Gestalt von den anderen abweichen und eine Art Epidermis bilden, wobei ein seitlicher Zusammenhang zwischen den einzelnen Längsreihen aber selbstverständlich nicht besteht. Die äußersten Zellen sind nicht nur größer als die übrigen, sie haben auch eine andere Wand und einen anderen Inhalt. Die Zellwand ist, namentlich an der freien Außenseite, stark verdickt (Fig. 9, I), und die Chlorophyllkörper sind kleiner und blasser grün als in den untenliegenden Zellen, eine Annäherung an die Beschaffenheit der Epidermis höherer Pflanzen, die ohne weiteres einleuchtend ist und ihr Gegenstück bei manchen Marchantiaceen und Ricciaceen findet. Ebenso ist klar, daß die verdickten Außenzellen der Lamellen, welche namentlich bei Wasserverlust des Blattes sich dicht zusammenschließen, ein schützendes Dach bilden, welches die Verdunstung des von den Lamellen festgehaltenen Wassers und die Transpiration verzögert.

Bei D. superba sind diese Eigenschaften der Endzellen weniger hervortretend, namentlich was den Inhalt der Endzellen anbelangt, entsprechend den meist feuchteren Standorten, welche diese Art bewohnt.

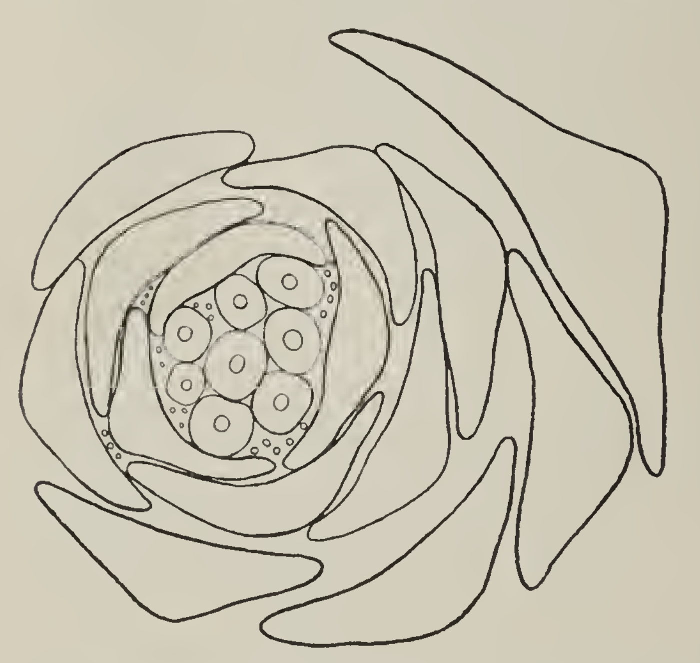


Fig. 10. Dawsonia superba. Querschnitt durch einen Archegonienstand.

Gegen das untere Ende des Blattes hin nimmt die Höhe der Lamellen sehr ab. Die Endzellen verändern ihre Gestalt und verlieren ihren Chlorophyllgehalt. Hier dienen die Lamellen offenbar nur noch zum Festhalten von Wasser (Fig. 9, II).

Eine andere erwähnenswerte Eigentümlichkeit der Blätter von D. superba ist, daß sie schleimabsondernde Zellreihen, wie sie bei anderen Moosen nur in den Blattachseln sich finden, auch auf der Basis der Blattfläche besitzen. Die Schleimabsonderung, welche für diese „Haare“ bei anderen Moosen nicht überall mit Sicherheit nachgewiesen ist, ist gerade bei D. superba besonders deutlich. Auf ihre Be-

deutung wird bei einem der weiterhin zu besprechenden Lebermoose kurz einzugehen sein.

Der Bau der männlichen und weiblichen Blüten stimmt, soweit er untersucht werden konnte, mit dem der übrigen Polytrichaceen überein (vgl. z. B. den Querschnitt durch eine weibliche Blüte, Fig. 10). Erwähnenswert ist die Gestaltung der „Paraphysen". Bei Polytrichum sind die Paraphysen bekanntlich dadurch ausgezeichnet, daß sie nicht wie sonst Zellreihen, sondern Zellflächen darstellen, welche nicht selten eine zweischneidige Scheitelzelle besitzen. Die Paraphysen von Dawsonia sind entweder einfache Zellreihen, oder sie zeigen einige Längsteilungen in ihren Zellen (Fig. 11), nehmen also eine Mittelstellung zwischen denen von Polytrichum und denen anderer Moose ein, auch war an den Paraphysen der weiblichen Blüte deutlich Schleimabsonderung zu bemerken, wie sie, wie oben bemerkt, bei den blattachselständigen „Haaren" anderer Laubmoose nachgewiesen ist, mit den Paraphysen sind diese „Haare" zweifelsohne homolog.

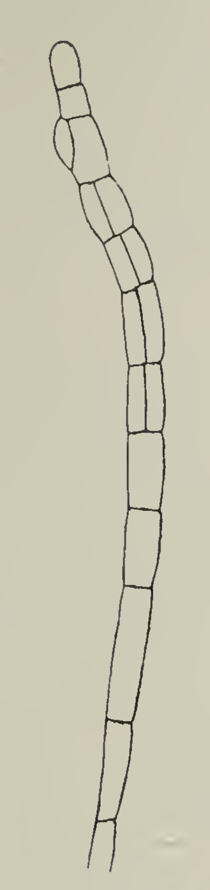


Fig. 11. Dawsonia superba. Paraphyse einer männlichen Blüte.

An der Kapsel ist auffallend die äußere Gestalt und die Beschaffenheit des Peristoms.

Dawsonia gehört bekanntlich zu den wenig zahlreichen Moosen, deren Kapsel ausgesprochen dorsiventral ist. Ursprünglich ist die Kapsel aufrecht (Fig. 1) und annähernd radiär gebaut (Fig. 12, 1), später flacht sie sich auf einer Seite ab und biegt sich schließlich annähernd rechtwinklig zur Seta um, wobei die flache, später konkav werdende Seite nach oben gekehrt ist (vgl. Fig. 1, III). Es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, daß die flache Seite, wenn Wassertropfen auf sie fallen, ebenso als Blasebalg wirkt, wie ich dies früher für Buxbaumiaceen beschrieben habe[1]). Überhaupt veranlaßt jede Erschütterung der Kapsel ein Herausfliegen eines Teiles der sehr kleinen und zahlreichen Sporen, und es ist klar, daß diese Erschütterung durch die Horizontalstellung der Kapsel begünstigt wird.

Ganz analoge Kapselform findet sich bei Lyellia, aber auch andere Polytrichaceen zeigen Annäherung an die dorsiventrale Ausbildung, so z. B. Polytr. australe, welches ich in Tasmanien sammelte, weniger ausgesprochen auch einige europäische Formen mit horizontaler

1) Goebel, Über Sporenausstreuung durch Regentropfen. Flora 1896, Bd. LXXXII, pag. 481.

Kapsel. Die Habitusähnlichkeit der Dawsoniakapsel mit der der Buxbaumiaceen ist öfters hervorgehoben worden, ein Querschnitt durch eine Dawsoniakapsel mittlerer Entwicklung (Fig. 12, 4) zeigt aber sofort die für die meisten Polytrichaceen charakteristische starke Faltung des Sporensackes, welche erlaubt eine noch viel größere Menge von Sporen hervorzubringen, als dies ohnehin schon durch die Kapselgröße ermöglicht ist.

Ebenso ist die Beschaffenheit der Calyptra im wesentlichen mit der bei Polytrichum übereinstimmend, hier wie dort findet sich ein Haarfilz, dessen Bau bei Dawsonia ein eigentümlicher ist.

Er wurde von R. Brown ursprünglich als „äußere Calyptra" betrachtet und folgendermaßen beschrieben: „Calyptra duplex: exterior constans pilis intertextis dimidio inferiore tenui flexuoso pallido ramuloso

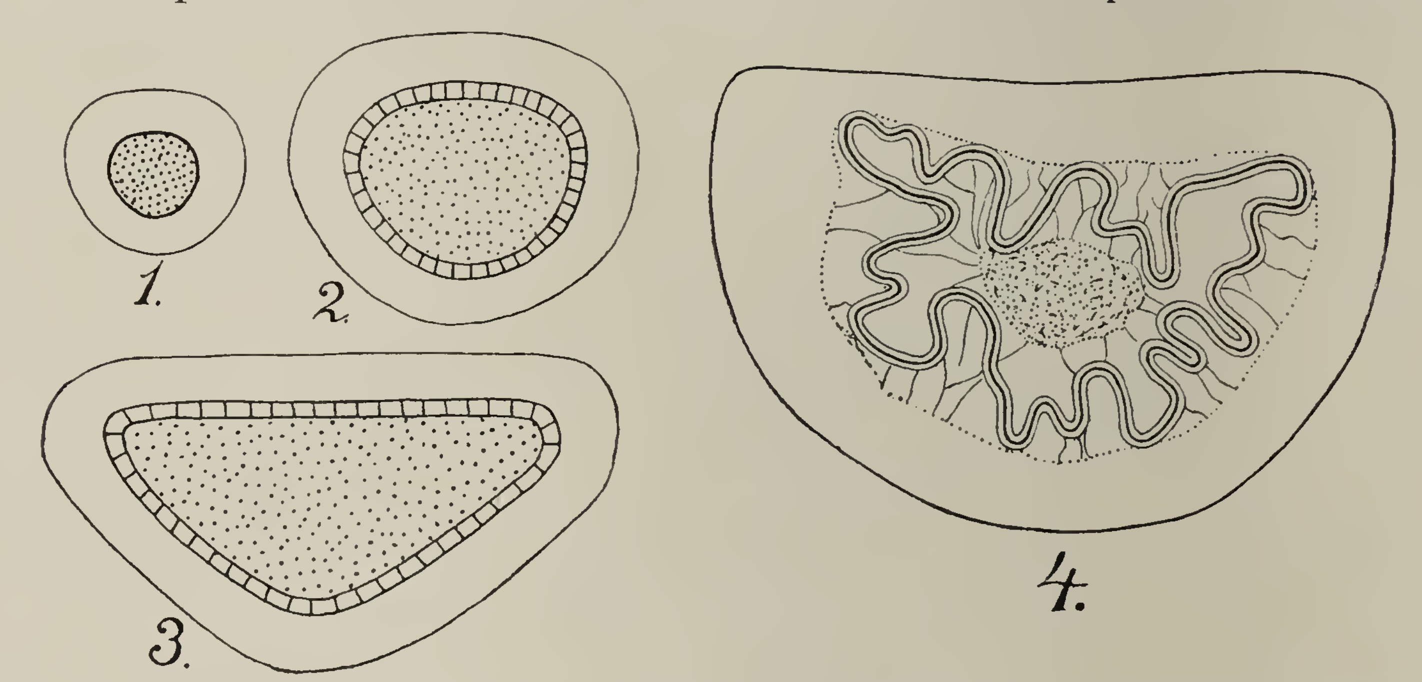


Fig. 12. Dawsonia superba. Kapselquerschnitte verschiedenen Alters, die Columella ist punktiert, 4 ist schwächer vergrößert als 1—3 und zeigt die starke Faltung des Sporensacks.

edentulo, superiore ferrugineo stricto denticulato" (Misc. Works I, p. 349). In der Abhandlung über Lyellia, Leptostomum und Buxbaumia (Misc. Works II, pag. 337) bezeichnet er die äußere oder unechte Calyptra als „formed of densely matted hairs originating from the vaginula and the apex of the inner cucullate calyptra". Später scheint die Calyptra von Dawsonia nicht mehr anatomisch untersucht worden zu sein. Über die von Polytrichum juniperinum liegen Angaben von Firtsch[1]) vor, die hier zum Vergleich herangezogen werden mögen.

Die „Haare" der Calyptra sind nach ihm verzweigte Zellreihen, welche eine Länge von 8—10 mm erreichen. Sie haben stark verdickte

---

1) Firtsch, Über einige mechanische Einrichtungen im anatomischen Bau von Polytrichum juniperinum. Ber. der D. botan. Gesellsch. 1883, Bd. I, p. 95.

Längswände, und häufig schiefgestellte, unverdickt bleibende Querwände. Die oberen bilden ein nach aufwärts gerichtetes, die Spitze der Calyptra schützendes Zeltdach; die nach unten hängenden sind durch Verschlingung ihrer Seitenzweige zu einem Filzwerk verbunden (Fig. 13), wie schon von R. Brown angedeutet worden war.

Bei anderer Gelegenheit[1]) habe ich zweierlei hervorgehoben. Einmal, daß die Bezeichnung der aus der Calyptra vieler Polytrichaceen und Orthotrichaceen entspringenden Gebilde als „Haare“ oder „Trichome“ (Firtsch) einer rein äußerlichen Habitusähnlichkeit mit den Haargebilden höherer Pflanzen entsprungen sei — ähnlich wie man im gewöhnlichen Leben unterirdische Sprosse als Wurzeln betrachtet — und sodann, daß diese von mir als Protonemabildungen betrachteten Organe nicht nur im fertigen Zustand als Schutz gegen Austrocknung usw. in Betracht kommen, sondern auch im Jugendzustand dem befruchteten Archegonium als wasserabsorbierende Organe dienen, eine Funktion, die um so mehr in Betracht kommt, als die meisten Polytrichaceen an zeitweilig trockenen Standorten leben, die hygrophilen Formen, wie Catharinea, haben bekanntlich den Haarfilz äußerst reduziert, wenn er auch nicht — wie der Gattungsname Atrichum erwarten ließe — ganz fehlt.



Fig. 13. Dawsonia superba. Stück des Calyptrafilzes in Flächenansicht, vergr.

Auch die Dawsonia-Calyptra zeigt einen kürzeren oberen, als aufwärts gerichteter Schopf ausgebildeten, und einen längeren unteren Teil. An diesem lassen sich zweierlei Bestandteile deutlich unterscheiden, braune dicke Stränge, die das Rahmenwerk des Haarfilzes bilden (Fig. 13), und hellere Fäden, welche locker dazwischen verlaufen, vielfach eingerollt, teilweise auch um andere Fäden herumgeschlungen sind. Firtsch hat bei Polytrichum diesen Auszweigungen „Rankennatur“ zugeschrieben, indes wissen wir nicht, ob sie wirklich wie Ranken für Kontaktreize

1) Organographie, p. 372.

empfindlich sind. Sollte dies der Fall sein, so könnte man auch die — von Firtsch für Polytrichum nicht erwähnte — Einrollung der freien Enden mit der Einrollung von Ranken, welche eine Stütze nicht gefaßt haben, vergleichen. Indes möchte ich die Funktion dieser Calyptrabestandteile nicht wie Firtsch allein in der Herstellung der Festigkeit (des Zusammenhaltens) des Filzes, sondern auch in der Ausfüllung der Zwischenräume zwischen den Rahmenstäben suchen. Diese sind bei Dawsonia im Gegensatz gegen Polytrichum Zellkörper nicht Zellfäden, es mag dadurch der Schutz, den der Haarfilz gegen Austrocknung genießt, verstärkt werden.

Die auffallendste Eigentümlichkeit von Dawsonia bildet der Bau des Peristoms. Es ist lehrreich, die Geschichte unserer Kenntnis dieses Organes zu verfolgen, weil sie zeigt, wie zähe oft ein Irrtum eines bedeutenden Forschers von seinen Nachfolgern festgehalten wird.

Eigentümlich ist bekanntlich, daß das Peristom hier aus einer großen Anzahl pinselförmig zusammenstehender, weißer Fasern besteht, welche bei Befeuchtung zusammenkleben, wenn sie trocken sind, die kleinen Sporen allmählich herausfallen lassen. Es fragt sich nun, wo dies eigentümliche Peristom entspringt und wie es gebaut ist.

Die erste Beschreibung ist die von dem Autor der Gattung, von R. Brown[1]) gegebene. Sie lautet: „peristomium penicillatum, ciliis numerosissimis capillaribus rectis aequalibus e capsulae parietibus columellaque (!) ortis". Er hebt ferner hervor, daß die Gattung mit Polytrichum nahe verwandt sei, in der Kapselgestaltung an Buxbaumia erinnere, aber durch das Peristom „longe ab omnibus diversissimus" sei, und erläutert dies dahin, daß von den zahlreichen Cilien, welche das Peristom bilden, und welche ungegliedert seien, die meisten aus der Kapselwand ihren Ursprung nehmen, „centralibus (circiter 50) columellam terminantibus". Darin würde allerdings eine tiefgreifende Verschiedenheit von allen anderen Moosen liegen, und R. Brown betont ferner, daß zwischen der Struktur des Polytrichumperistoms und der des Dawsoniaperistoms sehr wenig Ähnlichkeit vorhanden zu sein scheine.

Die Abbildung R. Browns, welche den Ursprung des zentralen Peristomteiles aus der Columella erläutern soll (a. a. O. Bd. XI, 9) gebe ich in Fig. 14, II wieder. Sie zeigt eine aus der Kapsel herauspräparierte Columella „ciliis suis terminata". Wie dies Bild zustande gekommen ist, wird unten zu erörtern sein. Die Angabe des be-

1) R. Brown, Some observations on the part of fructification in Mosses. Transactions of the Linnean Society, Vol. V, pag. 312—324, 1811 (The miscellaneous works, I, pag. 348).

rühmten Forschers ist dann von fast allen folgenden Bryologen übernommen worden, obwohl sie, wie unten gezeigt werden soll, irrtümlich ist. So gibt Hooker[1]) eine Abbildung, welche ich gleichfalls wiedergegeben habe (Fig. 14, I). Sie stellt eine der Länge nach aufgeschlitzte Kapsel von D. polytrichoides dar, welche zeigen soll, daß das „peristomium penicillatum, densum, album, e margine capsulae apiceque columellae ortum“ sei; auch Hooker kennt kein Moos, dessen Peristom er mit dem von Dawsonia vergleichen könnte.

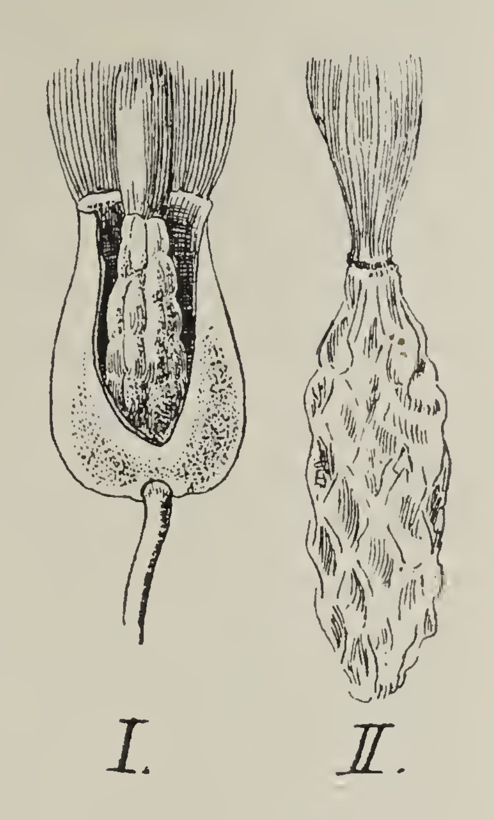


Fig. 14. D. polytrichoides. I Aufgeschlitzte Kapsel nach Hooker; II Columella mit Cilien nach R. Brown.

Mehr Beachtung als sie — abgesehen von Bridel — fanden, hätten die Angaben von Schwaegrichen[2]) verdient, die um so höher zu schätzen sind, als ihm nur eine einzige Kapsel zur Zergliederung zur Verfügung stand. Er sagt, daß das Peristom einer ringförmigen Protuberanz der inneren Kapselwand aufsitze — dieser Ring bestehe „e duplici membrana ad basin cohaerente . . . deinde dividitur in parietem exteriorem et interiorem ab invicem secedentes“. Er hat freilich die Folgerung, daß keine Columellacilien vorhanden seien, nicht ausdrücklich gezogen — dies geschah später durch Bridel — hat aber zwischen der Columella und der Spitze den Deckel einer „processus filiformis“ gesehen, den er als Analogon des Epiphragmas betrachtet. Auch erörtert er die Frage, wie das Dawsoniaperistom mit dem Polytrichumperistom zusammenhänge. Er nimmt letzteres als Ausgangspunkt und sagt: Polytrichi typus ita commutatur: dentes peristomii qui e cellularum angustarum seriebus pluribus constant, abeunt in lacinias lineares angustissimas et longissimas in Dawsonia.

Der einzige, der später es wagte, der Autorität R. Browns zu widersprechen, war Bridel[3]). Er gründete seine Auffassung von Dawsonia nicht auf eigene Untersuchungen, sondern auf die angeführten Beobachtungen Schwaegrichens. Er sagt: „Ut ut paradoxa in hac stirpe peristomii indolis in columella sese modo singulari exserens videatur, nihil tamen prorsus insoliti habet, si reputamus, ut es optimis Schwaegrichenii observationibus elucet, cilia quae vulgo e columella

1) Musci exotici, 1820, Tab. CLXII.

2) In Hedwig, Species muscorum fondosorum, Suppl. 2, II, 1824, pag. 176.

3) S. E. a Bridel-Brideri, Bryologia universa 1827, II, pag. 159.

orta dicuntur, nullatenus ei, sed annulo adnata esse intra cujus lumen columellae ipsius fastigium paululum assurgit, qui annulus primordio cum protuberantia annulari parietis interni connatus videtur, serius autem ab eo solvitur, vestigiis forte status pristini adhuc residuis, unde cilia, partim in thecae pariete interiore, partim in annulo columellam coërcente cernuntur. Haec tamen potius auguramur quam pro vero certoque habere possimus, cum nobis structuram illam mirabilem investigandi nondum copia facta fuerit.“ Er meint also, daß vielleicht die scheinbar der Columella entspringenden Cilien nur an einem ringförmigen Vorsprung der Sporogonwand befestigt seien, der mit der Insertionszone der äußeren Cilien anfangs zusammenhänge, später aber sich (zusammen mit der Columella) ablöse, damit wäre die „structura mirabilis“ des Peristoms der Hauptsache nach auf den gewöhnlichen Moostypus zurückgeführt. Aber Bridels scharfsinnige und im wesentlichen richtige Hypothese konnte gegen R. Browns Autorität nicht aufkommen, zumal R. Browns Bridels Zweifel kurz mit dem Satze abwies[1]) „The correctnes of this account of Dawsonia, especially as to the origin of the peristomium and the nature of the supposed columella has been questioned by some of those authors, who have sine adopted the genus. From a careful re-examination, however, I find no reason to alter in any respect the generic character formerly given.“ Und so sehen wir auch die Autoren, welche sich später über das Dawsoniaperistom ausgesprochen haben, ganz R. Browns Angaben folgen; die Seltenheit des Materials hat wohl dazu beigetragen, daß die wenigsten eigene Untersuchungen vornahmen, die aber, welche dies taten, waren durch die Autorität R. Browns voreingenommen.

Schimper[2]) weist, diesem folgend, Dawsonia eine Sonderstellung an. Er sagt (a. a. O. pag. 75): „Dans le Dawsonia seul (Pl. IX, fig. 16) le sac intérieur se prolonge aussi en cils, de même que la columelle, de sorte que cette mousse peut être considerée comme munie d'un peristome quadruple et par cela même comme la mousse la plus parfaite sous le rapport du péristome, comme elle l'est en effet déjà sans le rapport de ses autres organes.“ Keiner dieser Sätze des hochverdienten Bryologen kann aber als begründet bezeichnet werden; bezüglich des anatomischen Baues wurde oben zu zeigen versucht, daß er im Grunde einfacher ist als der der Polytrichumarten und die Anschauung, daß ein vierfaches Peristom vorhanden sei, ist gleichfalls nicht haltbar.

1) Characters and description of Lyellia, works II, pag. 331.
2) Recherches sur les mousses, Straßburg 1848.

Philibert hat in seinen „Études sur le peristome[1])“ auch die Dawsonieen behandelt. Er sagt von den Peristomzähnen „ils paraissent simples et continus dans toute leur étendue, sans aucune trace de cloisons[2])“. Mit Polytrichum verglichen, scheinen ihm die Verschiedenheiten größer zu sein als die Übereinstimmung, man könne sich zwar das Dawsoniaperistom vorstellen als aus dem Polytrichumperistom hervorgegangen, dadurch, daß die Zellen, welche die Zähne des Polytrichumperistoms bilden, sich von einander trennen und riesig heranwachsen[3]), aber wahrscheinlicher sei es, daß Dawsonia einen primitiveren Typus darstelle als Polytrichum. Im Anschluß an R. Brown hebt er dann hervor: „que les filaments capillaires des Dawsonia ne partent pas seulement de la couronne, il y en a aussi qui naissent de la columelle. C'est une analogie de plus entre cette structure et celle des Tetraphis“ . . . . Diese Analogie läßt sich aber nicht aufrecht erhalten. Bei Tetraphis ist, wie früher[4]) hervorgehoben, die zur Bildung der verdickten Teile der Peristomzähne verwendete Zellschicht die innerste des Amphitheciums, welche auch sonst das Peristom liefert. Die Columella ist an der Bildung der Peristomzähne nur insofern beteiligt, als sie an diesen hängen bleibt und sich in vier Teile spaltet. Auch der verdienstvolle[5]) Bryologe C. Müller steht in seinem posthum erschienenen Buche „Genera muscorum frondosorum noch ganz auf R. Browns Standpunkt, indem er (a. a. O. pag. 162) sagt: „Mundbesatz einfach, pinselförmig über den Fruchtmund herausragend, hell, aus zahlreichen haarartigen und aufrechten, ungegliederten, am Grunde flachen, nach der Spitze zu in einen Zylinder gerollten, pallisadenartigen Zähnchen gebildet, von denen die einen aus der inneren Wand, die anderen aus dem Säulchen entspringen.“

In meiner Abhandlung „Über die Sporenausstreuung bei den Laubmoosen[6])“ wurde auch (pag. 483) auf Dawsonia eingegangen und nachgewiesen, daß die Dawsoniaperistomzähne nicht, wie die früheren Autoren angenommen hatten, einzellig sind. Die Angabe, daß ein Teil des Peristoms aus der Columella entspringe, wurde schon auf Grund der damals an spärlichem getrocknetem Material angestellten Untersuchungen,

1) Revue bryologique, 16e année, 1889, pag. 8.

2) Sperrung von mir. G.

3) Was eine Wiederholung der Schwaegrichenschen Ansicht ist.

4) Organographie, p. 383.

5) Nicht zu verwechseln mit dem gleichnamigen Bearbeiter des allgemeinen Teiles der Moose in den Nat. Pflanzenfamilien.

6) Flora 1895, Bd. LXXX, pag. 459 ff.

bezweifelt und das Peristom auch hier dem Amphithecium zugeschrieben. In der „Organographie" wurde auf Grund der Untersuchung frischen Materials kurz auf die Entwicklung des Peristoms hingewiesen, sowie auf den Zusammenhang zwischen Gestalt der Kapsel und Sporenausstreuung.

Das dort kurz Mitgeteilte soll hier ausführlicher dargestellt werden.

Betrachten wir zunächst die einzelnen Peristomzähne, so ist leicht nachzuweisen, daß sie nicht, wie alle die oben angeführten Autoren annehmen, einfach, sondern gegliedert sind. Die Querwände sind bald mehr, bald minder schief gestellt (Fig. 15), die Außenwände dick und meist fein gekörnelt. Die Peristomzähne sind teils einzelne Zellreihen, teils Bündel von solchen, was durch die Entwicklungsgeschichte näher erläutert wird. Sie sind nicht gerade, sondern gedreht, eine Erscheinung, welche an das analoge Verhalten der Barbulaperistomzähne erinnert. In einem Falle bestand ein Peristomzahn aus 9 übereinandergestellten Zellen, die oberen waren schmäler als die untersten, die Endzelle war sehr lang und zugespitzt. Das Peristom sitzt einem Ringe von Zellen mit gebräunten, verdickten Zellwänden auf, auf dessen Struktur unten zurückzukommen sein wird, aber **kein Teil des Peristoms entspringt als Endigung der Columella**, die Sonderstellung, welche man Dawsonia in dieser Beziehung angewiesen hat, existiert nicht.

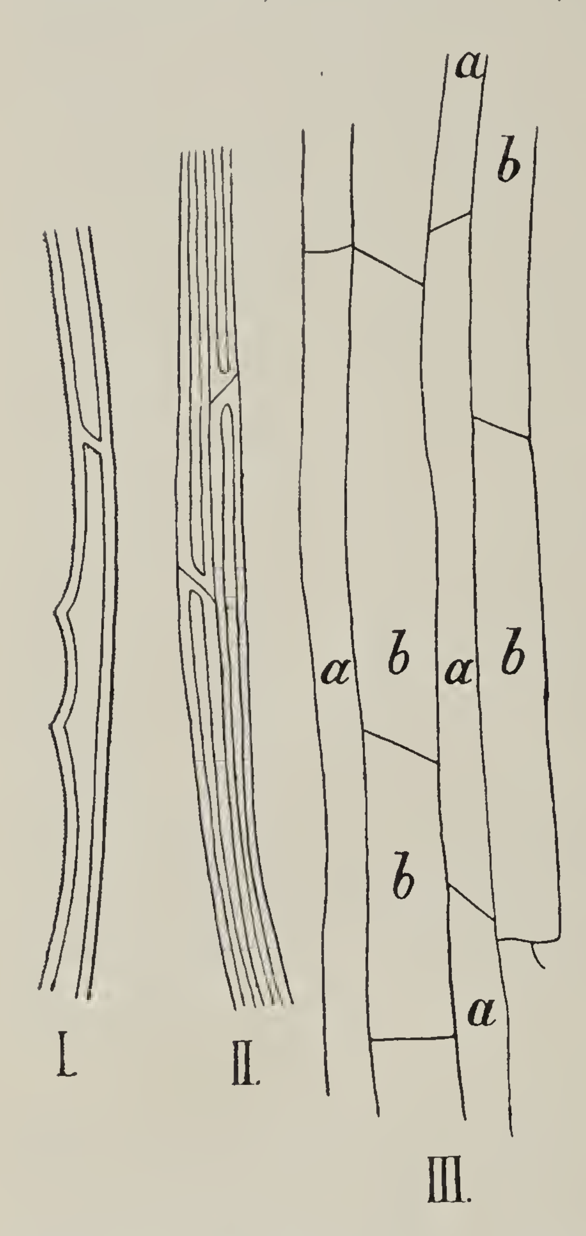


Fig. 15. Dawsonia superba. I. und II. Stücke von Peristomzähnen stark vergr. III. Längsschnitt durch einen Teil eines jungen Peristoms; *a* Peristomzahn; *b* Zellen, deren Querwände später verschwinden.

Betrachten wir einen Längsschnitt durch eine ungeöffnete Kapsel (Fig. 16 A), so sieht man das Peristom (*P*) in Gestalt eines schlanken Kegels ausgebildet, welcher den Teil der Columella (*Dc*) umschließt, der als Deckelcolumella zu bezeichnen ist. Dieser steht oben mit dem Deckel (*D*) in Verbindung, unten geht die Deckelcolumella über in die Kapselcolumella (*Kc*), deren oberer Teil (*Ec*) etwas verbreitert ist. An der in der Figur punktierten Linie *E*, welche die Grenze zwischen der Deckelcolumella und der Kapselcolumella bezeichnet, findet eine mehr

oder minder scharfe Abgrenzung statt, zugleich bezeichnet diese Linie die Stelle, an welcher die Deckelcolumella sich später von der Kapselcolumella ablöst. Die Grenze zwischen Deckelcolumella und Kapselcolumella ist bald mehr, bald minder scharf, sie tritt namentlich dadurch hervor, daß die Zellen im unteren Teil der Deckelcolumella viel länger und auch breiter sind, als die der Kapselcolumella (Fig. 17, 18) und auch durch ihren hellen (vielleicht schleimführenden) Inhalt sich von den protoplasmareicheren hellen der Kapselcolumella unterscheiden. Letztere führen in unreifen Kapseln auch Stärke etc., die Zellen des unteren Teiles der Deckelcolumella dürften hauptsächlich als Wasserspeicher in Betracht kommen. Im oberen Teil der Deckelcolumella werden die Zellen viel enger, sie sind in der Längsrichtung des Deckels gestreckt, und gehen in die axilen Zellenreihen desselben über.

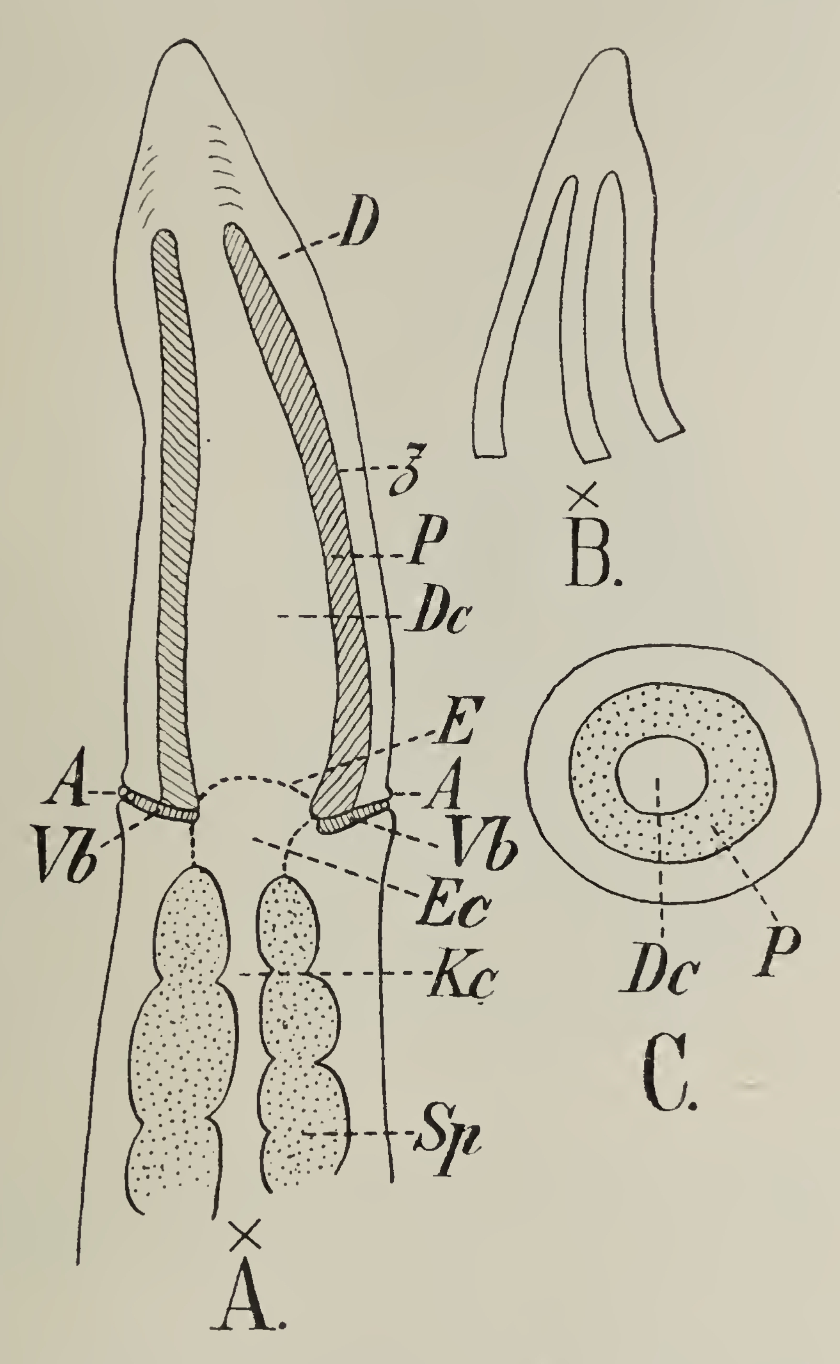


Fig. 16. D. superba. A. Längsschnitt durch den obern Teil einer Kapsel mittlerer Entwicklung. *D* Deckel, *P* Peristom (schraffiert), *Dc* Deckelcolumella, *A* Annulus, *Vb* Verbindungsgewebe, *Kc* Kapselcolumella, deren oberer Teil *Ec* etwas erweitert ist, *Sp* Sporensack, *z* zartwandige Zellen, die später verschwinden. B Längsschnitt durch den abgelösten Deckel einer Kapsel von D. longiseta, die Deckelcolumella mit X bezeichnet. C Querschnitt durch den oberen Deckelteil einer Kapsel, Peristom punktiert.

Die Ablösung des Deckels wurde an getrockneten in Wasser gebrachten Kapseln beobachtet, speziell bei D. longiseta, deren Kapseln sehr mit denen von D. polytrichoides äußerlich übereinstimmen, auf welche sich die Angaben R. Browns beziehen. Es zeigte sich, daß dabei der Annulus in Stücke zerfiel, der Deckel löste sich ab und zwar in den beiden beobachteten Fällen mit der Deckelcolumella, wie dies aus dem in Fig. 17, 3 abgebildeten Längsschnitt hervorgeht. Es kommt aber auch vor, wie bei D. superba sich zeigte, daß die Deckel-

columella sich oben vom Deckel ablöst und, da sie auch unten von der Kapselcolumella sich getrennt hat, wie ein Propf in dem Peristom steckt. Durch die Bewegung der Peristomzähne beim Austrocknen und bei Erschütterungen der horizontal stehenden Kapsel wird der Propf leicht herausfallen können. Das gewöhnliche Verhalten aber dürfte sein, daß die Deckelcolumella mit dem Deckel abfällt. Die Untersuchung geöffneter Kapseln, in welchen die Columella frei präpariert wurde (Fig. 19), zeigt infolgedessen, daß sie mit einem annähernd zylindrischen Teile (entsprechend dem in Fig. 16 A mit *Ec* bezeichneten) abschließt, an welchem von Peristomteilen nichts zu sehen ist. Für die Erklärung der entgegenstehenden Angaben von R. Brown und Hooker bieten

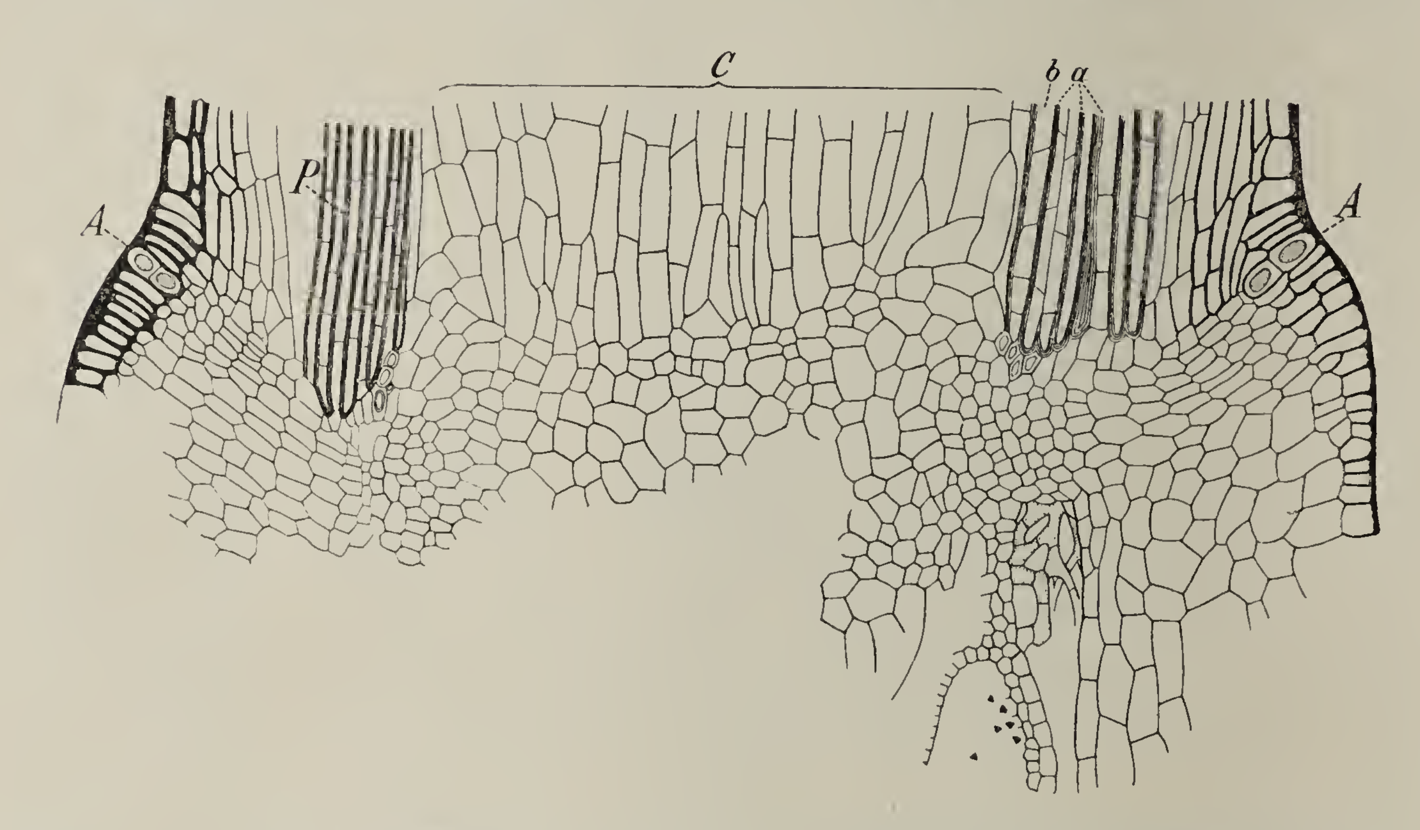


Fig. 17. D. superba. Etwas schematisierter Längsschnitt durch eine Kapsel mittlerer Entwicklung, Bedeutung der Buchstaben wie in den vorhergehenden Abbildungen. (*C* Deckelcolumella.)

sich zwei Möglichkeiten. In Hookers Abbildung könnte der die Kapselcolumella abschließende Teil — der nach ihm Peristomzähne tragen soll — die Deckelcolumella sein, auf welcher sich die Peristomzähne sozusagen abgedrückt haben, tatsächlich sieht man auf der Deckelcolumella auch denselben schiefen Verlauf der Zellreihen, wie er für das Peristom charakteristisch ist, oder es lag derselbe Vorgang zugrunde, der zu R. Browns Abbildung geführt hat. Dieser dürfte, wie schon Bridel vermutete, dadurch zustande gekommen sein, daß der das Peristom tragende Zellring (*Vb*, Fig. 16) bei der Präparation zerriß und sein innerer Teil an der Kapselcolumella hängen blieb.

Die Unhaltbarkeit der R. Brownschen Auffassung über Entstehung des Peristoms ergibt sich nicht nur aus dem fertigen Zustand,

sondern auch aus der Entwicklungsgeschichte. Zwar konnte ich außer geöffneten nur Sporogonien mittlerer Entwicklung sammeln, aber sie genügten, um die Haupttatsachen zu ermitteln.

Ein Querschnitt durch den Deckelteil von Dawsonia läßt drei Regionen unterscheiden: Die Wand aus mehreren Zellschichten bestehend, (*W* Fig. 20), der Peristomring *D* und die Columella. Zwischen Peristomring und Wand liegen Zellen mit farblosen Wänden *t*, welche die

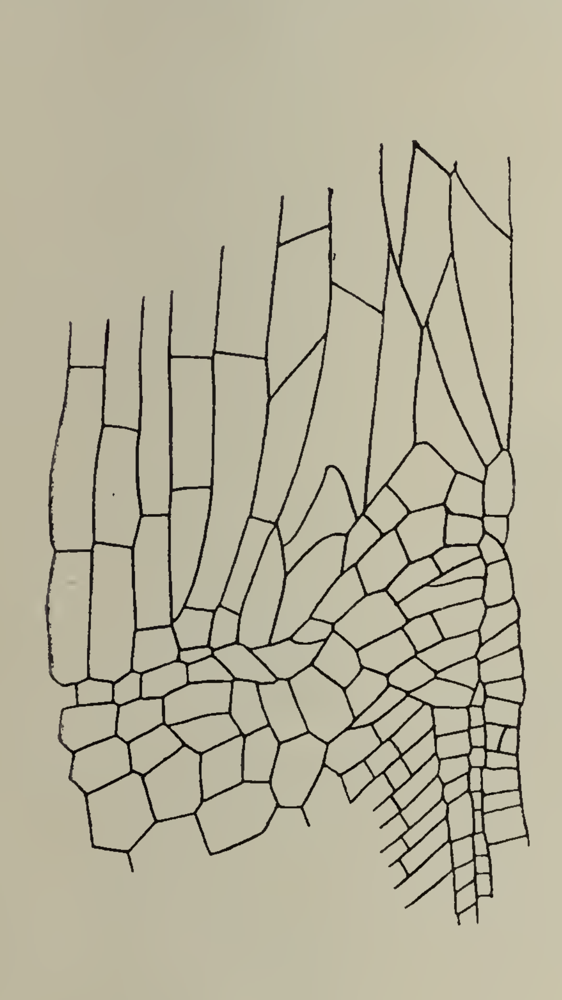


Fig. 18. Dawsonia superba. Längsschnitt durch die Stelle, wo die Deckelcolumella in die Kapselcolumella übergeht.



Fig. 19. Dawsonia superba. Frei präparierte Columella von der Breitseite. Es hängen keine Peristomzähne an der Columellasitze *Ec*.

Trennung des Peristoms vom Deckel erleichtern. Ob sie aufgelöst werden oder die Trennung auf mechanischem Wege erfolgt, wurde nicht untersucht.

Der Peristomring selbst zeigt zweierlei Zellen: weite, dünnwandige und engere dickwandige. Letztere liegen entweder einzeln oder in wenigzähligen Gruppen zusammen. Wie jüngere Stadien (Fig. 21) zeigen, sind solche Grüppen aus der Teilung je einer Mutterzelle hervorgegangen, diese Mutterzellen sind zwischen die dünnwandigen Zellen in regelmäßiger Wechsellagerung eingestreut, betrachtet man eine der weiten dünnwandigen Zellen, so bilden die engeren Zellen die Arme eines Kreuzes, welche durch die weiteren Zellen verbunden sind. Es

braucht kaum bemerkt zu werden, daß die engeren und, in späteren Stadien, dickwandigen Zellen die Peristomzähne aufbauen. Ein Längsschnitt durch das Peristom auf einem mittleren Entwicklungszustand erinnert einigermaßen an den einer Blattspur. Die dünnwandigen Zellen würden den „Leptoiden" entsprechen, die Zellreihen, aus denen die Zähne hervorgehen, den „Hydroiden". Es ist auch sehr wahrscheinlich, daß die dünnwandigen Zellen das Material herbeischaffen, welches die Peristomzähne zu ihrer starken Wandverdickung brauchen. Die starke Drehung des Kapselendes erschwert übrigens die Anfertigung instruktiver Längsschnitte. Eine scharfe Abgrenzung des Peristomrings von der Deckelcolumella findet nicht überall statt, und man kann, ohne Kenntnis der früheren Entwicklungsstadien natürlich nicht mit Sicherheit behaupten, daß nicht äußere Zellschichten der Columella sich an der Peristombildung beteiligen. Allein die für die Beteiligung der Columella an der Peristombildung und Beobachtung des fertigen Zustands angeführten Gründe entsprangen, wie wir sahen, einem Irrtum und es liegt kein Grund vor eine solche anzunehmen, zumal wir die Deckelcolumella ja später noch deutlich wahrnehmen können (Fig. 16) und leicht verständlich ist, daß bei den hier lange fortgesetzten Teilungsvorgängen im Deckel der Kapseln die Abgrenzung des Amphitheciums und Endotheciums weniger scharf erscheinen wird, als bei den Moosen, die rasch zur Ausbildung des Peristoms schreiten. Die Wände der weiteren Zellen werden später aufgelöst und so die Peristomzähne

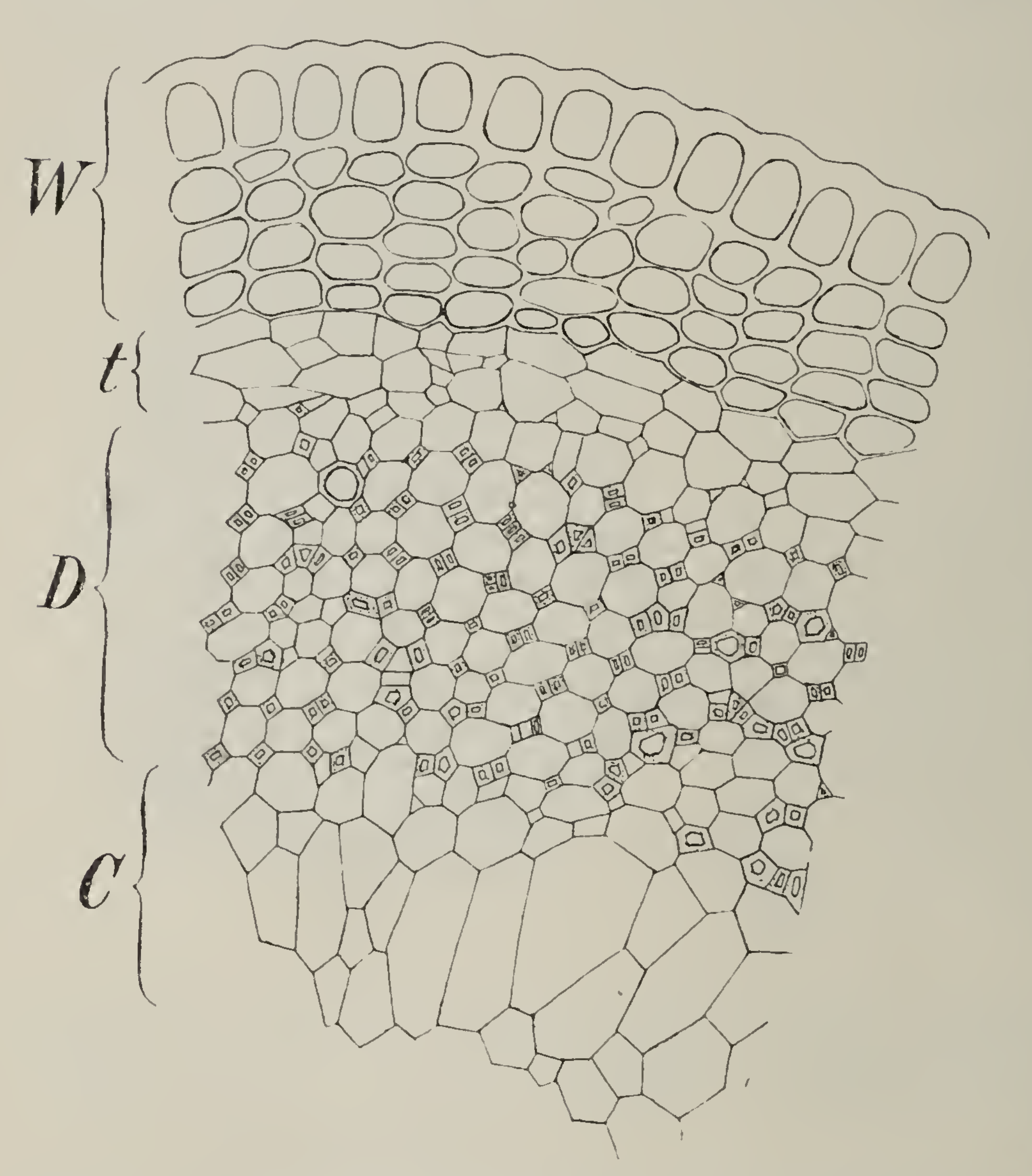


Fig. 20. Querschnitt durch den äußeren Teil einer Kapsel mittlerer Entwicklung. *W* Deckelwandung, *t* Zone, in der sich das Peristom vom Deckel ablöst, *D* Peristom, *C* Columella.

vereinzelt; daß sie Zellreihen resp. Bündel von solchen darstellen. wurde oben schon betont. Von besonderem Interesse ist die Tatsache, daß je zwei Peristomzähne an ihrer Basis miteinander zusammenhängen. Das tritt namentlich auf Tangentialschnitten deutlich hervor. Fig. 22, *A* zeigt zwei unten U-förmig miteinander verbundene durch eine weitere Trennungszelle miteinander verbundene Peristomzähne. Diese Tatsache scheint mir von Interesse für die Erörterung der Frage, in wieweit das Dawsoniaperistom mit dem der übrigen Polytrichaceen übereinstimmt. Namentlich aber gelang es auch an mit Kalilauge erwärmten Peristomen einzelne Peristomzähne frei zu präparieren, welche unten U-förmig zusammenhingen (Fig. 22 C). In der angeführten Abbildung ist die Gliederung der Peristomzähne nicht eingezeichnet, um ihre Übereinstimmung mit den Zellen, welche die Peristomzähne der übrigen Polytrichaceen zusammensetzen, noch mehr hervorzuheben.

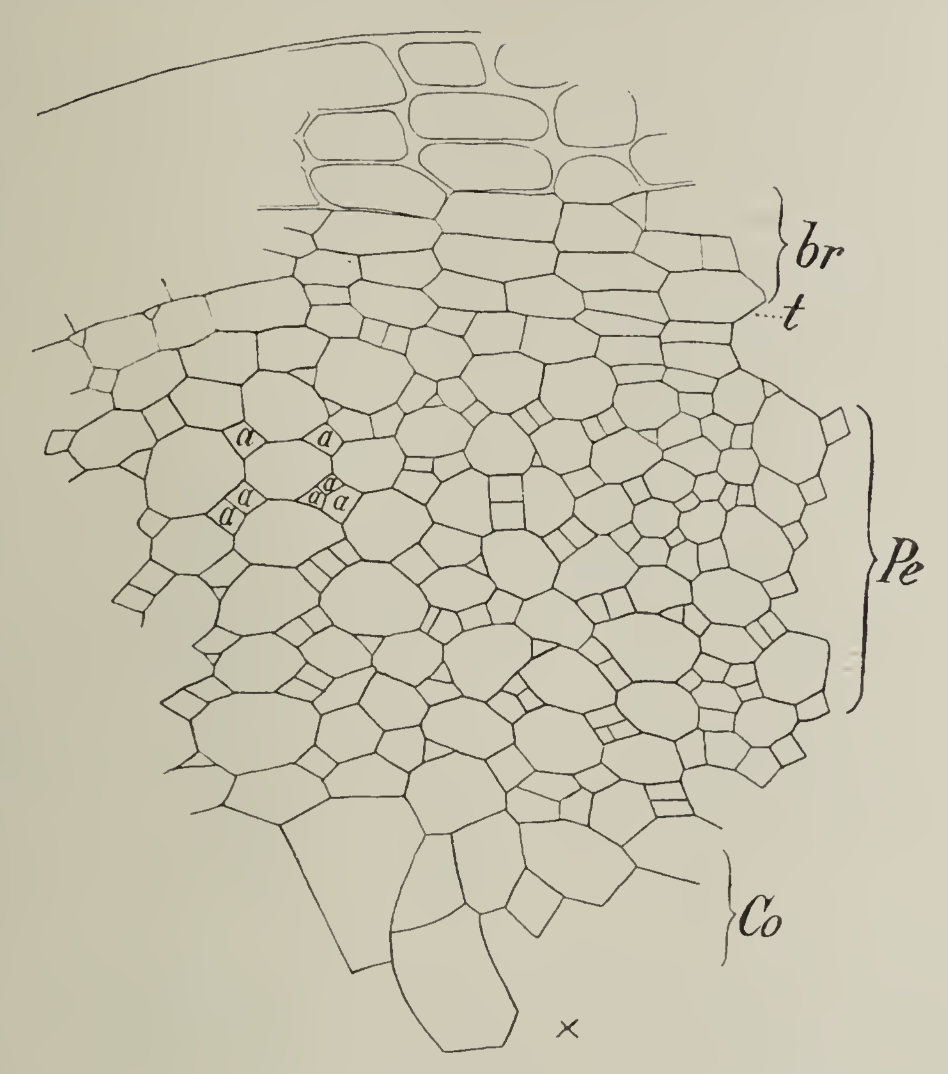


Fig. 21. Dawsonia superba. Querschnitt durch die Peripherie des Deckelteils, jüngeres Stadium als Fig. 20. *Pe* Peristom, *Co* Columella.

Frühere Autoren sind, wie eben angeführt wurde, zu dem Resultat gekommen, daß das Peristom von Dawsonia mit dem der übrigen Polytrichaceen mehr Differenzen als Übereinstimmung aufweise. Eine solche Verschiedenheit wäre um so auffallender, als in allen übrigen Strukturverhältnissen eine große Übereinstimmung besteht, denn die Verschiedenheiten zwischen Polytrichum und Dawsonia, welche im Bau des Calyptrafilzes der Paraphysen usw. hervortreten, sind doch nur „Strukturvariationen" eines und desselben „Typus".

Die Vergleichung der Entwicklungsgeschichte führt nun — im Gegensatz zu den oben zitierten Anschauungen — zu dem Ergebnis, daß auch im Peristombau Dawsonia nicht vom Typus der übrigen

Polytrichaceen abweicht, so sehr dies rein äußerlich betrachtet der Fall zu sein scheint.

Die peristomlose Gattung Lyellia wird unten zu besprechen sein, es kommen hier also nur die Polytrichaceen in Betracht, welche den für diese Gruppe als „typisch“ betrachteten Peristombau besitzen. Bekanntlich ist dieser ausgezeichnet dadurch, daß hufeisenförmig gebogene Zellen (Fig. 23, 5) miteinander zu Doppelbündeln vereinigt sind, und so Peristomzähne bilden, an denen oben das Epiphragma aufsitzt. Zwischen den Peristomzähnen befinden sich dünnwandige Zellen (*b* Fig. 23), welche aufgelöst werden und so die Poren herstellen, durch welche die Sporen austreten.

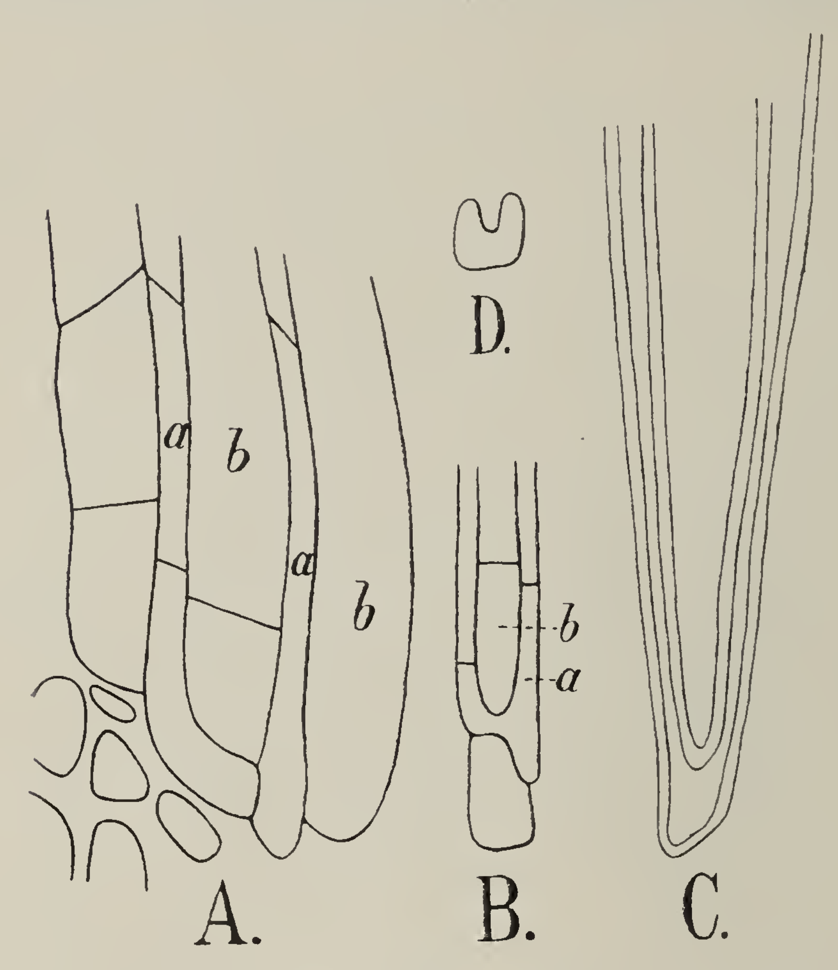


Fig. 22. Dawsonia superba. *A*, *B* Längsschnitte in der Peristomregion; *D* und *C* freipräparierte Teile aus derselben, die Querwände sind bei dem in *C* wiedergegebenen unteren Teil eines Peristomzahnes nicht eingezeichnet.

Wie das Polytrichaceenperistom entwicklungsgeschichtlich zustande kommt, ist nicht bekannt, und die Ermittelung ist, wie mir flüchtige Versuche zeigten, jedenfalls nicht leicht. Es mag zunächst eine schematische Ableitung gestattet sein. Nehmen wir an, daß der ganze in Fig. 23, 5 abgebildete Zellkomplex aus einer Zelle hervorgeht, die sich in zwei Tochterzellen, *a* und *b*, geteilt hat (Fig. 23, 1). Aus *a* geht das Bündel von Peristomzellen hervor, aus *b* die Zellen, deren Auflösung die Poren zwischen den durch das Epiphragma verbundenen Peristomzähnen ergibt. Die Figuren 23, 1—3 stellen die Peristommutterzellen von außen gesehen dar, 4 im Längsschnitt. Wir nehmen dabei an, daß durch die Teilungswand *a* als kleineres Stück unten aus der Mutterzelle herausgeschnitten wurde, oder wenn die beiden Tochterzellen auch ursprünglich gleich waren, *b* stärker wachse und die Teilungswand den im Schema angegebenen Verlauf habe. Die Zelle *a* wächst nun an ihren beiden Enden stärker als in der Mitte, sie wird hufeisenförmig und zerfällt durch eine Anzahl Längswände in die einzelnen Zellen, welche

die Peristomzähne zusammensetzen. Auch *b* kann sich teilen, indes hat die Verfolgung dieser Teilungen kein Interesse. Denken wir uns in dem Stadium, in welchem die Zelle *a* noch nicht durch Längswände

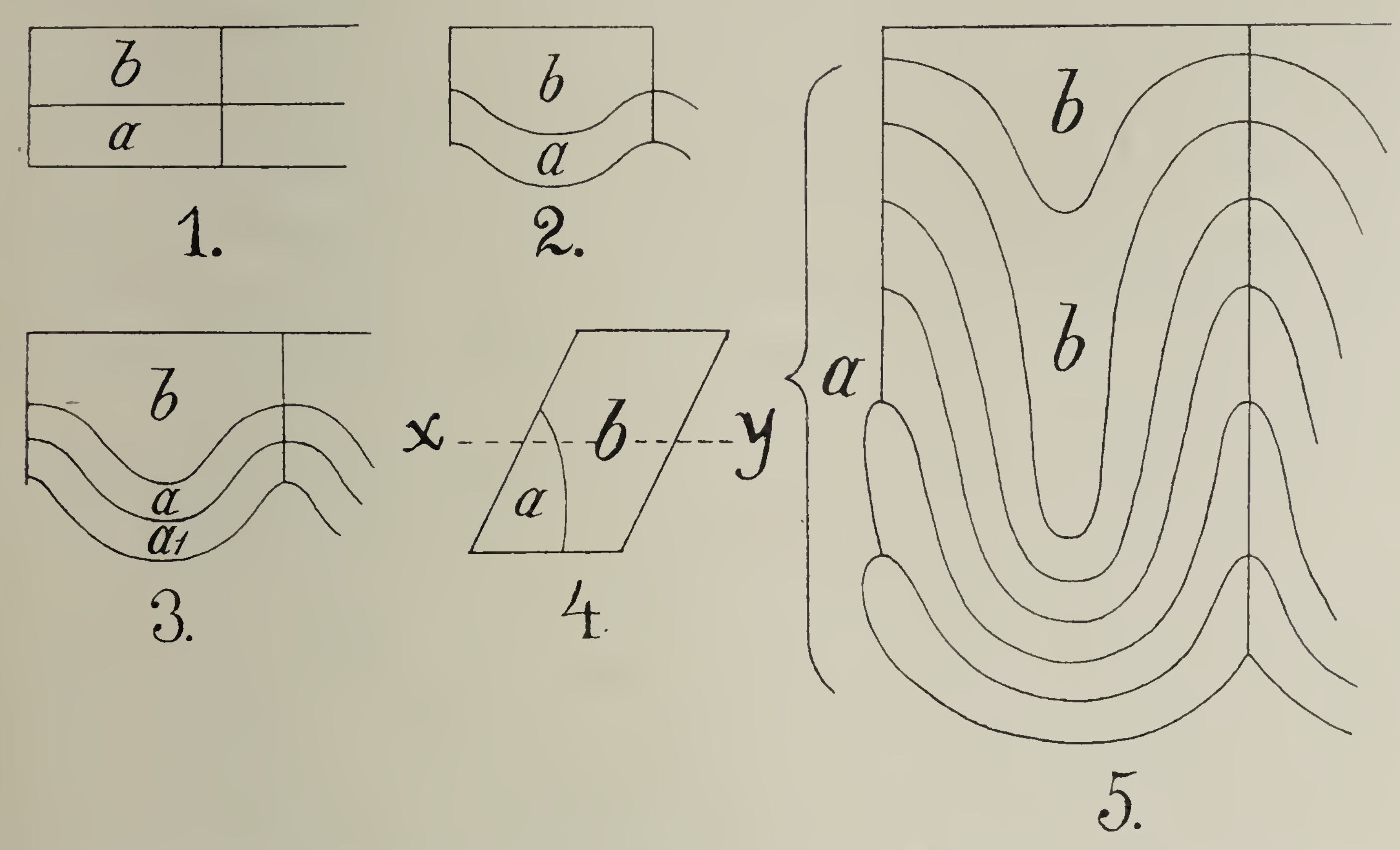


Fig. 23. Schematische Darstellung der Peristomentwicklung der Polytrichaceen.

geteilt ist, einen Querschnitt bei *xy* gelegt (Fig. 23, 4 und 24, 3), so muß er die in Fig. 24, 2 abgebildete Gestalt haben, während ein tiefer geführter Schnitt die Anordnung von Fig. 24, 1 ergibt. Denken wir uns nun ferner nicht einen einschichtigen Ring von Peristommutterzellen wie bei Polytrichum, sondern einen mehrschichtigen, so erhalten wir, wie Fig. 24, 4 und 5 zeigt, die Stadien, welche wir bei Dawsonia oben angeführt haben. Der Ausgangspunkt ist also bei beiden derselbe.

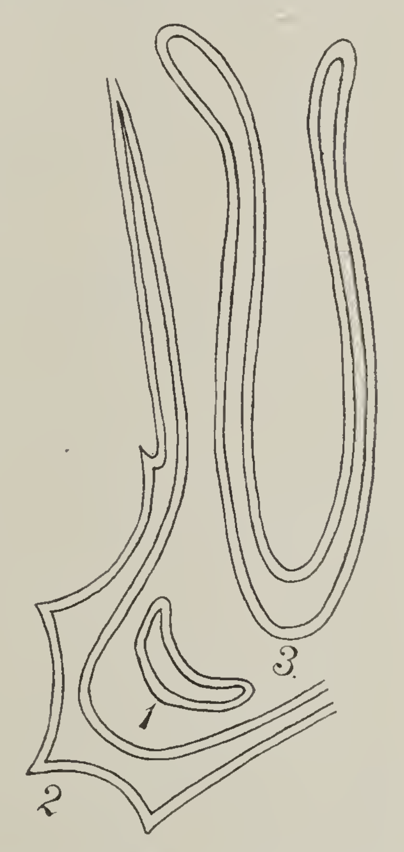


Fig. 23 bis. Isolierte Zellen aus den Peristomzähnen von Polytrichum commune.

Bei Polytrichum hatten wir eine Zelle *a*, die (mit andern) zum Aufbau des gebogenen Peristomzahnes verwendet wird, bei Dawsonia wächst diese Zelle, die bei Polytrichum kurz bleibt, ungemein in die Länge ebenso die Zelle *b*; beide teilen sich auch durch Querwände. Bei Polytrichum wird nur ein Ring von Zellen *a* und *b* gebildet, bei Dawsonia wiederholt sich der Vorgang öfters. Das eben ausgeführte Schema

mag im einzelnen durch genauen entwicklungsgeschichtlichen Vergleich zwischen Polytrichum und Dawsonia Abänderungen erleiden: die prinzipielle Übereinstimmung zwischen dem Bau des Peristoms von Dawsonia und Polytrichum scheint mir trotzdem durch die oben gegebenen Ausführungen sichergestellt. Die Sonderstellung, die Dawsonia betreffs ihres Peristombaues bisher unter den Moosen einnahm, ist nun eine bei weitem weniger stark hervortretende, es ist sicher berechtigt, Dawsonia und Polytrichum von einer gemeinsamen Stammform abzuleiten. Die Besonderheiten des Dawsoniaperistoms aber stehen damit im Zusammenhang, daß der Deckelteil der Kapsel nach Anlegung des

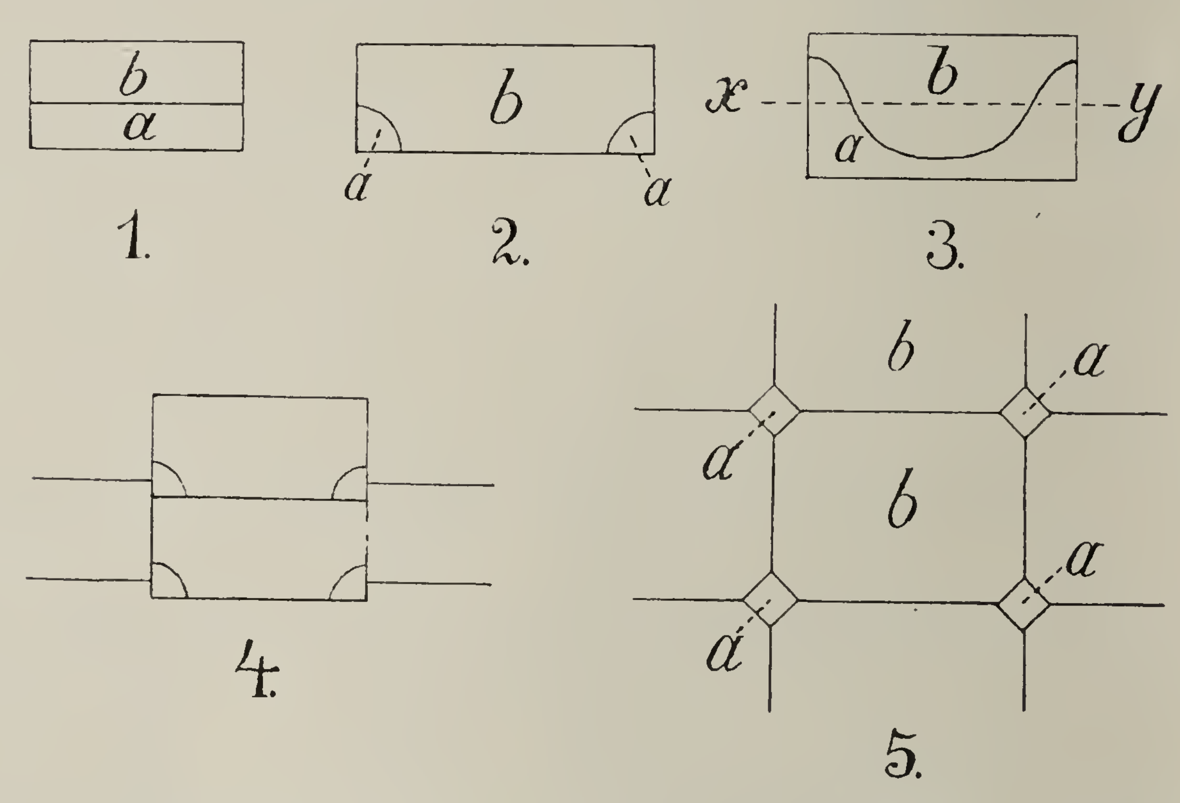


Fig. 24. Schematische Darstellung der Peristomentwicklung von Dawsonia.

Peristoms eine starke Verlängerung erfährt, während das Polytrichumperistom nur wenig (schief zur Längsachse der Kapsel) wächst und die Verlängerung der Deckelteile auf die Zone oberhalb des Peristoms der Hauptsache nach sich beschränkt. Noch mehr tritt die Übereinstimmung hervor, wenn wir uns daran erinnern, daß auch bei Dawsonia nicht selten Längsteilungen der Peristomzahnmutterzellen auftreten.

Fragen wir uns, nachdem die prinzipielle Übereinstimmung der Peristombildung von Dawsonia und Polytrichum nachgewiesen ist, schließlich, welche der beiden Formen als „primitiver“ zu betrachten sei, so werden wir die Frage auch so fassen können: welcher der beiden Typen steht dem der übrigen Moose am nächsten? Denn dadurch erhalten wir eine festere Basis für den Vergleich, die am stärksten abweichenden Formen werden im allgemeinen auch die am meisten veränderten sein. Bedenken wir nun, daß bei allen übrigen Moosen

die Peristomzähne entweder Zellreihen darstellen (bei Tetraphis nicht einzeln gesondert) oder aus solchen hervorgehen, während der Typus der Porenkapsel bei Polytrichum ganz isoliert steht[1]), so muß, wie mir scheint, die Entscheidung zugunsten von Dawsonia fallen. Diese hat Peristomzähne, welche denen anderer Moose viel mehr gleichen als die von Polytrichum. Der Peristombau von Polytrichum erscheint dann als abgeleiteter, später entstandener, ein Resultat, das mit demjenigen, welches sich aus der anatomischen Untersuchung ergab, übereinstimmt, das aber natürlich wie alle derartigen Ableitungen nur eine subjektive Gültigkeit beanspruchen kann.

Ehe auf weitere Erörterungen, die sich an die Peristombildung anknüpfen lassen, eingegangen wird, sei zunächst der untere Teil der Kapseln kurz besprochen.

Auf Querschnitten durch den basalen Teil der Kapsel, in der Region, in welcher das sporogene Gewebe endigt, fällt zunächst auf, daß dieses hier zuweilen keinen zusammenhängenden Ring mehr darstellt, sondern in einzelne, durch steriles Gewebe zerklüftete Inseln zerteilt ist. Es ist dies insofern von einigem Interesse, als man ja die Zerklüftung sporogenen Gewebes in einzelne, Sporangien entsprechende Teile neuerdings vielfach spekulativ verwertet hat. Bei Dawsonia sind diese auf dem Querschnitt vereinzelt erscheinenden Teile des sporogenen Gewebes weiter nach oben hin im Zusammenhang, das sporogene Gewebe, das einen Hohlzylinder darstellt, schließt nach unten hin etwa nicht mit einer geraden, sondern mit einer gelappten Umrißlinie ab, seine ohnedies große Berührungsfläche mit dem sterilen Gewebe, auf dessen Kosten es sich ernährt, wird dadurch noch größer.

Spaltöffnungen finden sich nicht nur auf der bei Dawsonia im Gegensatz zu Polytrichum wenig hervortretenden Apophyse, sondern auch auf dem unteren Teil der Kapsel, wo sporogenes Gewebe entwickelt ist. Haberlandt (a. a. O. p. 460) nimmt in derartigen Fällen an, daß die Verlängerung der Kapsel auf Kosten der Apophyse erfolgt sei. Eine solche Annahme scheint mir nicht sehr wahrscheinlich. Man denke an Sphagnum, wo (die rückgebildeten) Spaltöffnungen nur im obern Teil der Kapsel fehlen, diese wäre also zu $^2/_3$ aus der früher rein vegetativen Apophyse hervorgegangen, ein Vorgang, der auch im Widerspruch stände mit der durch gute Gründe gestützten Hypothese, daß im Laubmoossporogon ein umfangreicher Vorgang des Sterilwerdens ur-

1) Denn die Porenkapseln anderer Moose kommen auf ganz andere Weise zustande!

sprünglich fertilen Gewebes stattgefunden habe. So liegt es näher anzunehmen, daß Spaltöffnungen im unteren Kapselteil mancher Moose ursprünglich auftraten, bei einer Anzahl aber auf die Apophyse beschränkt werden, speziell dann, wenn das assimilierende Gewebe auf diese beschränkt ist.

Der Bau der sehr großen Spaltöffnungen folgt dem Polytrichaceentypus, es kann auf die Fig. 25, II verwiesen werden. Erwähnt sei nur, daß im Bau der Spaltöffnungen sich insofern ein xerophiler Typus ausprägt, als die Atemhöhlen bei D. superba sehr schmal sind. In Fig. 25, III ist eine Oberflächenansicht gezeichnet, wobei der optische Querschnitt der Atemhöhle punktiert eingetragen ist. Der Längsschnitt zeigt, daß die die Atemhöhle begrenzenden Zellen sehr dickwandig sind, wodurch die Transpiration gleichfalls heruntergesetzt wird. Bei D. longiseta ist die Atemhöhle weiter.

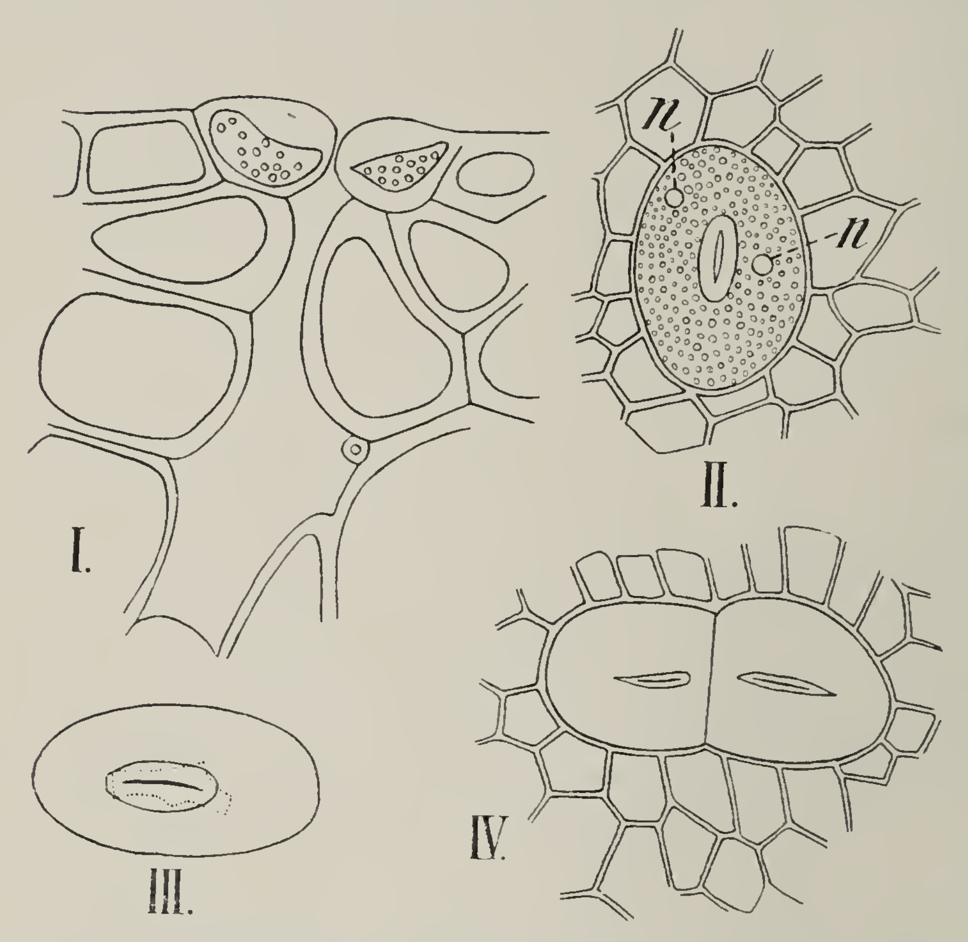


Fig. 25. Spaltöffnungen des unteren Kapselteiles von D. superba. I. Im Querschnitt, II.—IV. von der Fläche, *n* Zellkerne, bei III. unten punktiert die Umrisse der Atemhöhle eingezeichnet.

Ähnliche Verhältnisse finden sich auch bei Samenpflanzen, z. B. Eriophorum (Trichophorum) alpinum[1]). Westermaiers Ansicht, daß die dickwandigen, die Atemhöhle dieser Cyperacee auskleidenden Zellen die „empfindliche Schwächung des tangentialen Verbandes der Bastträger“ (durch das reihenweise Auftreten der Spaltöffnungen) ausgleichen sollen, halte ich für eine unhaltbare, vielmehr spricht sich der xerophile Bau dieser Pflanze auch in der Auskleidung der Atemhöhle aus.

Anhangsweise sei eine Gattung besprochen, welche zwar bis jetzt im australisch-neuseeländischen Florengebiete nicht nachgewiesen ist, aber mit Dawsonia manche Berührungspunkte zeigt.

1) Vgl. Westermaier, Beiträge zur Kenntnis des mechanischen Gewebesystems, III. Monatsber. der Berliner Akademie der Wissenschaft. 1881.

Es ist dies die Gattung Lyellia[1], die ebenfalls zuerst von R. Brown beschrieben wurde. Eine Übereinstimmung mit Dawsonia spricht sich schon aus durch die dorsiventrale Ausbildung der auch hier im reifen Zustande rechtwinklig zum Stiel stehenden Kapsel (Fig. 26). Merkwürdigerweise zeigt auch die Behaarung der Calyptra eine Übereinstimmung. Äußerlich allerdings ist eine solche nicht vorhanden, denn die Lyellia-Calyptra zeigt nicht den Haarfilz der Polytrichum- und Dawsoniakapsel. Es sind nur wenige, verhältnismäßig kurze und dünnwandige aufgerichtete „Haare" an der Calyptraspitze vorhanden (Fig. 27, V). Diese stellen kurzgliedrige Zellreihen dar, welche aber auch Längsteilungen aufweisen (Fig. 27, I) u. darin Dawsonia gleichen. Nach unten hin gehen sie in kurze Papillen über, wie solche allein die „Behaarung" an der Spitze der Catharineakapsel darstellen. Aus dem oben geschilderten Verhalten ist zu schliessen, daß Lyellia feuchtere Standorte bewohnt als Dawsonia und Polytrichum. Damit stimmt auch überein, daß die Lamellen auf dem Blatte von Lyellia verhältnismäßig kurz sind (etwa fünf Zellen hoch), bekanntlich sind auch sie bei hygrophilen Polytrichaceen wie Catharinea sehr reduziert.

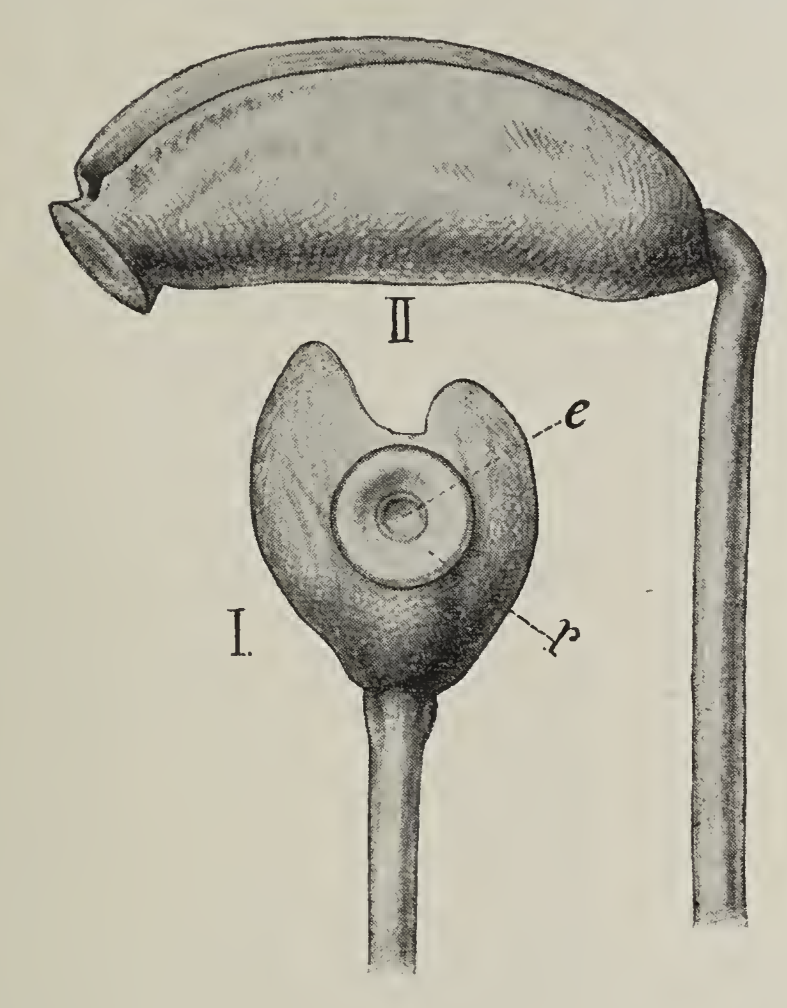


Fig. 26. Lyellia crispa. I Kapsel von vorn, II von der Seite. ($7^1/_2$fach vergr.)

Ein Peristom ist bei Lyellia nicht entwickelt. Betrachtet man eine reife, entwickelte Kapsel so, daß der Kapselmund horizontal steht (Fig. 26, I), so sieht man ihn verschlossen durch eine Haut, welche einen äußeren helleren Ring *p* und eine mittlere kleisförmige dunklere Partie *c* zeigt. Die letztere ist eine flach linsenförmige Ausbreitung der Columella (vgl. Fig. 27, IV *E*), welche sich von dem äußeren Ring später ablöst, und so eine Öffnung für den Austritt der Sporen her-

1) Durch die Freundlichkeit des Herrn Geh. Rat Engler konnte ich das getrocknete Material des Berliner Herbars untersuchen, wofür ich auch hier danken möchte.

stellt. Wie dieser erfolgt, konnte ich nicht ermitteln, da das Material geschont werden mußte. R. Brown meint, daß die Columella samt Endscheibe sich bei Austrocknung in das Kapselinnere zurückziehe, und Schwaegrichen (a. a. O. p. 171) schließt sich ihm an. Indes könnte ein Öffnen der Mündung bei Austrocknung und ein Verschluß bei Befeuchtung auch durch Verkürzung oder Verlängerung der Kapselwand erzielt werden, wie dies bei Splachnum geschieht[1]) und mir ist nach dem ganzen Kapselbau diese Möglichkeit die wahrscheinlichere.

Wie verhält sich nun Lyellia bezüglich des Baues der Kapselöffnung zu Dawsonia und Polytrichum? Der einzige, welcher meines Wissens bisher diese Frage zu beantworten gesucht hat, ist Schwaegrichen. Er nimmt Polytrichum als Ausgangspunkt und meint, die ringförmige Scheibe, welche die Kapselmündung von Lyellia begrenzt, sei entstanden durch eine Vereinigung der Peristomzähne von Polytrichum, während die Verschlußscheibe dem Epiphragma entspreche. Dieser Deutung kann ich mich nicht anschließen. Denn wenn wir Dawsonia vergleichen, so entspricht der Lyelliaringscheibe offenbar die ringförmige Zone der Kapsel, welcher das Peristom von Dawsonia (und ebenso das von Polytrichum) aufsitzt. Also nicht dem Peristom selbst ist die Ringscheibe zu vergleichen; ich fand auch keine Andeutung von Peristomzähnen darin, der anatomische Bau entspricht vielmehr dem des „Verbindungsgewebes“ (zwischen Peristom und Kapselwand) bei Dawsonia. Die Columellaerweiterung (*E*) wird dann nicht dem Epiphragma entsprechen, sondern dem Ende der Kapselcolumella (*E*, Fig. 16, *A*) von Dawsonia, nur daß es bei Lyellia stärker knopfförmig verbreitert ist. Meine Auffassung wird, wie mir scheint, gestützt durch

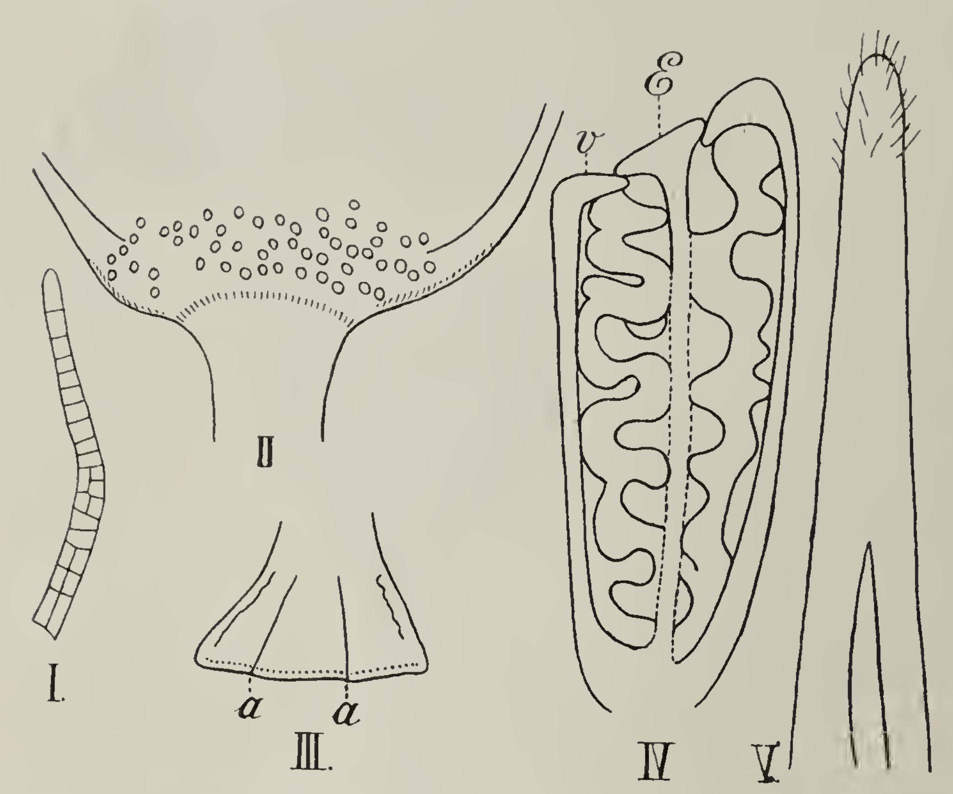


Fig. 27. Lyellia crispa. I. Eines der nach oben gerichteten „Haare“ der Calyptra, vergr. II. Basis der Kapsel mit den zahlreichen großen Spaltöffnungen von oben. III. Basaler Teil eines Deckellängsschnitts. IV. Schematischer Längsschnitt durch eine Kapsel, *E* Columellaerweiterung. V. Calyptra schwach vergr.

1) Vgl. Goebel, Organographie der Pflanzen, pag. 384.

die Struktur des Deckels. Ich konnte nur einen Deckel untersuchen. Er löst sich mit fast ebener Fläche von der Kapsel ab. Ein Längsschnitt zeigt, daß die Zellen an der Basis des Deckels mit breiten gefärbten und etwas verdickten Wänden versehen sind. Man erkennt auch deutlich am Medianschnitt den Columellateil des Deckels (Fig. 27, III, $a_1 a$). An der Grenze zwischen Columella und äußerem Deckelgewebe ragt eine Zellreihe hervor. Sie besteht aus Zellen mit zarten, nicht gefärbten Wänden (in Fig. 28 punktiert), der Inhalt birgt vielleicht Schleim. Diese Zellreihen liegen nun ganz da, wo das Peristom sich befinden würde, nämlich in der der Columella angrenzenden Schicht des Deckelgewebes. Wir können sie also vielleicht als ein rudimentäres oder ein reduziertes Peristom betrachten, das möglicherweise hier sich einer anderen Funktion (die mit der Ablösung des Deckels in Beziehung stehen könnte) angepaßt hat. Ob dem wirklich so ist, wird nur durch Untersuchung eines reichlichen und namentlich lebenden Materials festzustellen sein — Schlüsse, die sich auf die Untersuchung eines einzigen Objektes gründen, sind natürlich höchst unsicher, meine obigen Ausführungen können vielleicht zu einer solchen Untersuchung Veranlassung geben, welche auch auf die Funktion der verhältnismäßig riesigen Spaltöffnungen an der Kapselbasis sich zu erstrecken haben würde. Soweit die bisherigen Untersuchungen reichen, schließt sich Lyellia also unmittelbar an Dawsonia an, nur daß hier das Peristom ganz rudimentär bleibt und mit dem Deckel sich ablöst, wir würden die Lyelliakapsel erhalten (nach der hier vertretenen Auffassung), wenn bei einer jungen Dawsoniakapsel, in welcher das Peristom noch nicht ausgebildet ist, der ganze Deckel sich oberhalb des in Fig. 16 *A* mit *Vb* bezeichneten Verbindungsgewebes ablösen würde.

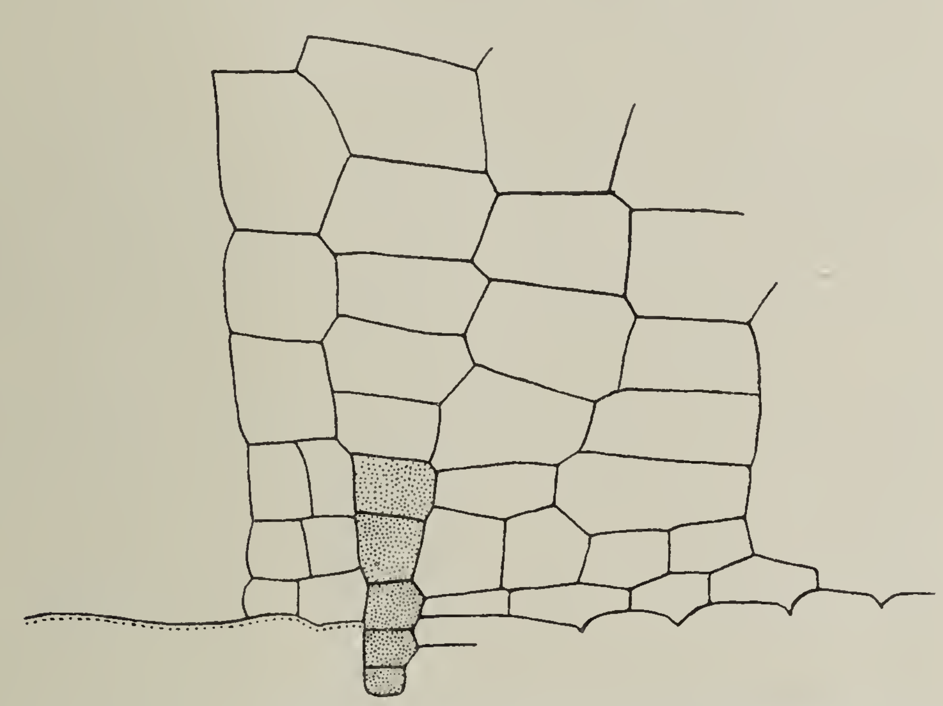


Fig. 28. Unterer Teil eines Deckellängsschnittes, stärker vergr.

Im Gegensatze zu Schwaegrichen betrachten wir also nicht Polytrichum als Ausgangspunkt der Polytrichaceenreihe, sondern eine Form, von welcher Dawsonia und Lyellia ausstrahlen.

Wir sehen, daß allen Polytrichaceen gemeinsam ist die Differenzierung der Deckelcolumella in einen oberen und unteren Teil. Diese Differenzierung wird bei Dawsonia nicht weiter geführt, sie zeigt sich auch hierin als die einfachere Form. Bei Polytrichum entsteht an den Grenzen beider das Epiphragma, der unter ihm liegende Teil wird bei der Reife zerstört. Nimmt man einen gemeinsamen Ausgangspunkt für alle Polytrichaceengattungen an, so erscheinen Polytrichum und Verwandte als am meisten spezialisierte Formen (Epiphragma, Vereinigung der Peristomfaserzellen etc.), Dawsonia als eine primitivere, Lyellia als eine von Dawsonia vielleicht abgeleitete, oder doch mit ihr näher als mit Polytrichum zusammenhängende. Solche Gruppierungen sind indes, wie oben schon mehrfach betont wurde, stets unsicher; es genügt uns, gezeigt zu haben, daß auch die scheinbar sehr abweichenden Gattungen der Polytrichaceen sich enge aneinander reihen.

Fragen wir uns schließlich noch, inwieweit die Resultate der Untersuchung über Dawsonia für die Frage nach der Verwandtschaft der Polytrichaceen mit anderen Moosgruppen Anhaltspunkte geben können, so wird vor allem der Anschluß an die Buxbaumiaceen zu erörtern sein. An sie erinnert ja vor allem die eigentümliche Kapselgestaltung von Dawsonia und Lyellia, ferner die Kleinheit und große Zahl von Sporen. Vom Bau der Kapseln sei hier zunächst das Peristom besprochen.

Philibert hat versucht, zwischen dem Peristom der Dawsonieen und dem der Buxbaumiaceen eine hypothetische Verbindung herzustellen[1]). Er nimmt an, die „Haare" des Dawsoniaperistoms seien allmählich seitlich zu einer zusammenhängenden Membran verschmolzen, und so sei das innere, aus einer fächerförmig gefalteten kegelförmigen Haut bestehende Peristom der Buxbaumiaceen zustande gekommen. Die Längsrippen, welche die Falten des Peristoms der Buxbaumieen bilden, seien „Les bords adjacents des poils, soudés entre eux et en même temps épaissis".

Diese Hypothese läßt aber — wie dies bei den Moossystematikern leider recht häufig geschieht — Bau und Entwicklung des Peristoms sowohl bei den Buxbaumieen, als bei den Dawsonieen außer acht. Für die Buxbaumieen wurde früher[2]) gezeigt, daß das Faltenperistom entsteht dadurch, daß in einer auf dem Querschnitt ringförmigen Zellreihe sich die Zellen durch schief gestellte Wände teilen, an den nach außen gelegenen Ansatzstellen tritt vielfach eine stärkere Membranverdickung ein. Die dünn gebliebenen Membranstücke werden aufgelöst, ganz wie

1) Revue bryologique, 28e année (1901), pag. 129.

2) Flora 1895 a. a. O. Vgl. auch Organographie, pag. 383.

bei anderen Moosen. Nur entstehen hier nicht einzelne Zähne, sondern eine zusammenhängende Haut. Wenn die Dawsoniazähne miteinander im Zusammenhang blieben, wie Philibert annimmt, würde ein ganz anders gebautes Gebilde entstehen als ein Buxbaumieenperistom, denn es würde dadurch eine aus Zellen, nicht aus Zellwandresten bestehende Haut zustande kommen. Philiberts Irrtum rührt also daher, daß er sowohl die äußeren Peristomzähne von B. indusiata (welche Zellhautreste sind), als die von Dawsonia als „poils" ansieht, zwischen denen im Grund nur wenig Verschiedenheit bestehe, während beide auf ganz verschiedene Weise zustande kommen. Die entwicklungsgeschichtliche Literatur ist ihm offenbar unbekannt geblieben. Es ist also unmöglich, in der von Philibert versuchten Weise das Buxbaumieenperistom von dem Dawsoniaperistom abzuleiten. Wohl aber besteht zwischen beiden eine Übereinstimmung, wenn man annimmt, daß im „Urperistom" der (im Querschnitt) ringförmigen Zellenlage sowohl bei Dawsonia als bei den Buxbaumieen Teilungen zustande kommen, die von den bei anderen Moosen eintretenden abweichen.

Ich habe das früher an der Entwicklung des Diphysciumperistoms erörtert, es sei hier kurz auf die ganz übereinstimmenden Verhältnisse des (inneren) Buxbaumiaperistoms hingewiesen.

Fig. 29 B gibt einen Querschnitt durch den Deckelteil einer jungen Kapsel von B. aphylla. Es sind in der Zellreihe *P*, welche wir als Peristommutterzellen bezeichnen können, Teilungen aufgetreten durch Wände, welche meist schief zu den Seitenwänden gerichtet sind. Man könnte nun — abgesehen von ihrer Lagerung — die dadurch herausgeschnittenen kleineren Zellen als denen gleichwertig betrachten, aus welchen bei Dawsonia die Peristomzähne hervorgehen (*a* Fig. 23). Während aber diese Zellen bei Dawsonia ihre Wand verdicken und in toto erhalten bleiben, ist dies bei den Buxbaumieen nicht der Fall, vielmehr verdicken sich, wie bei anderen Moosen, nur Membranstücke, andere werden aufgelöst. Die Übereinstimmung beschränkt sich also höchstens auf eine gewisse — aber keineswegs weitgehende — Ähnlichkeit in der allerersten Anlage. Auch die Zähne des äußeren Peristoms von B. indusiata sind nur verdickte Membranstücke wie bei anderen Moosen [1]).

1) Bridels Versuch, den Peristomtrichter von Buxbaumia als ein am Scheitel geöffnetes Epiphragma zu betrachten, ist geistreich, aber unhaltbar. Der Buxbaumiaceenperistomtrichter gehört zweifellos dem Exothecium, das Epiphragma dem Endothecium an. Das war zu Bridels Zeiten selbstverständlich noch nicht bekannt. (Vgl. Bridel, Bryologia universa, II, pag. 159, obs. 2.)

Eine Übereinstimmung wenigstens in der äußeren Konfiguration läßt sich zwischen Dawsonia und Buxbaumia auch in der Deckelbildung wahrnehmen. Auch bei den Buxbaumieen fällt der Deckelteil der Columella mit dem Deckel aus der Peristomröhre heraus, die Columellazellen im Deckel von B. aphylla sind aber von denen von B. indusiata — wenigstens in den untersuchten Fällen — verschieden, wie ja überhaupt der Kapselbau beider Arten auffallende Differenzen aufweist. Bei

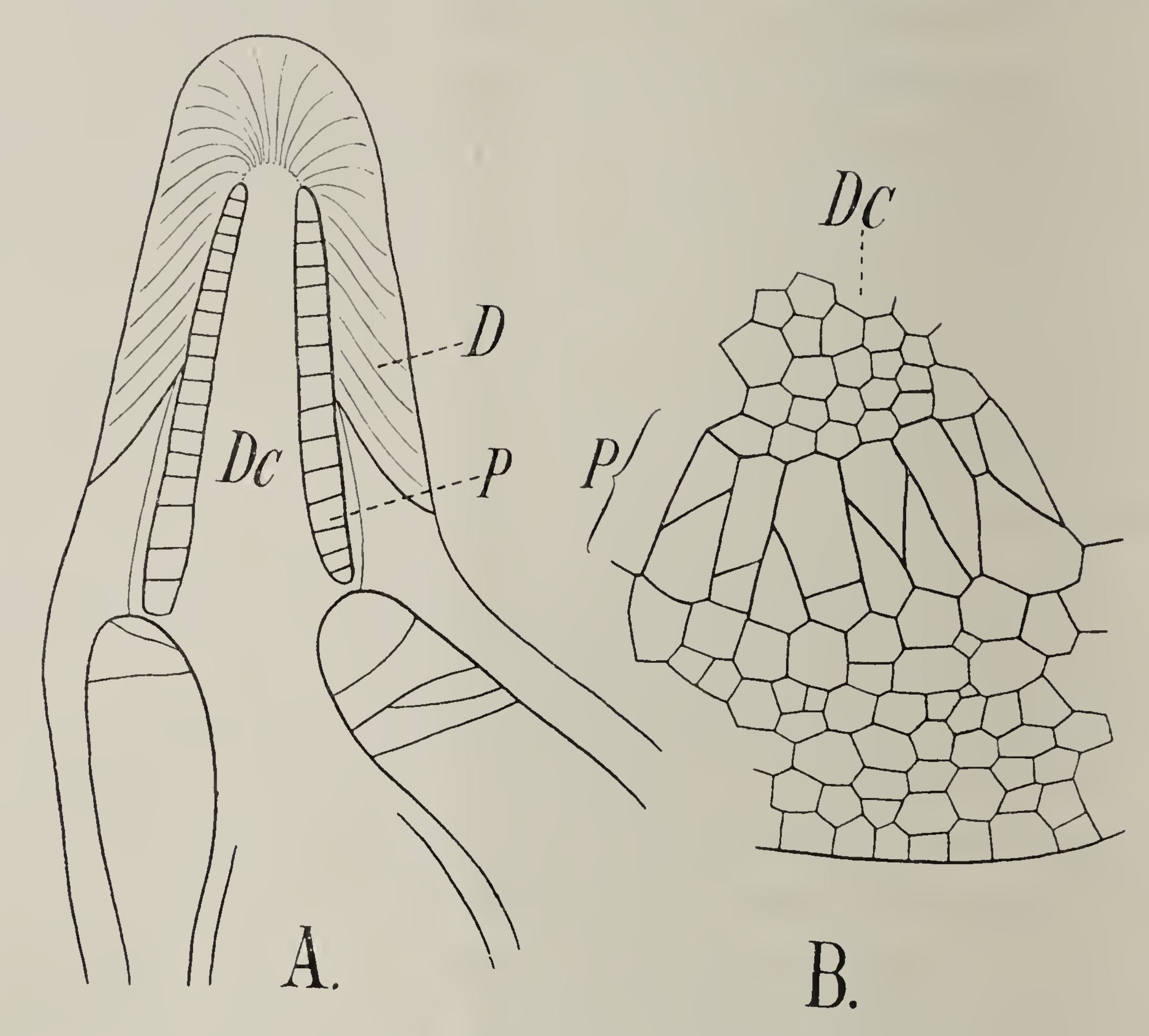


Fig. 29. Bauxbaumia aphylla. *A* Längsschnitt durch die Spitze einer jungen Kapsel, *B* Querschnitt durch den Deckel.

B. aphylla sind die Deckelcolumellazellen eng und ziemlich lang, bei B. indusiata sind sie kürzer und weiter. Eine so charakteristische Abgrenzung dieses Columellagewebes gegen unten hin, wie sie für Dawsonia beschrieben wurde, konnte ich bei Bnxbaumia nicht wahrnehmen.

Zieht man ferner in Betracht, daß den Buxbaumia-Kapseln trotz ihrer beträchtlichen Größe das selbständige Wachstum des Sporensackes, welcher für fast alle Polytrichaceen charakteristisch ist[1]), nicht zeigen (offenbar deshalb, weil hier der Sporensack mit der Columella fest, nicht wie bei den Polytrichaceen locker verbunden ist), so wird man nur sagen können, daß zwischen dem Bau des Sporogons beider

---

1) Als Ausnahme wird u. a. Pogonatum nanum angeführt.

Gruppen neben bedeutenden Verschiedenheiten höchstens einige wenige Ähnlichkeiten vorhanden sind. Ob diese auf einen (jedenfalls dann sehr weit entfernten) gemeinsamen Ursprung deuten oder Parallelbildungen darstellen (wie dies für die Ähnlichkeit der Kapselgestaltung zwischen Dawsonia und Lyellia einerseits, den Buxbaumiaceen andererseits anzunehmen ist), ist zweifelhaft, jedenfalls scheint es mir nicht berechtigt, die Buxbaumiaceen mit den Polytrichaceen direkt zusammenzustellen, wie dies von einer Anzahl von Moossystematikern geschehen ist. Etwas günstiger liegen die Verhältnisse für eine andere Moosgruppe, welche man ebenfalls mit den Polytrichaceen in Verbindung gebracht hat, die Tetraphideen. Bekanntlich sind sie dadurch ausgezeichnet, daß die Deckelcolumella bei ihnen mit den unter dem Deckel liegenden Zellschichten in Verbindung bleibt und die ganze Gewebemasse sich in vier Zähne spaltet. Wie ich früher[1]) hervorhob, läßt sich auch hier die an die Columella angrenzende Zellschicht, welche sonst das Peristom liefert, deutlich als an der Peristombildung beteiligt erkennen. Sie besteht aus übereinandergestellten Zellen, die miteinander in Verbindung bleiben. Hier könnte man also allenfalls Philiberts Hypothese über das Zustandekommen des Buxbaumiaperistoms aus dem Dawsonia-Peristom anwenden. Denn es wurde ja gezeigt, daß die Dawsonia-Peristomzähne Zellreihen sind. Damit schwindet eine Verschiedenheit zwischen dem Tetraphis- und dem Polytrichaceen-Peristom[2]), die sich ergibt, wenn man nur die europäischen Polytrichaceen in Betracht zieht. Auch der Schleimgehalt der Deckelzellen[3]) kehrt — wenngleich in verschiedener Weise — bei Tetraphis und den Polytrichaceen wieder. Daß es daneben nicht an bedeutenden Verschiedenheiten fehlt, braucht kaum hervorgehoben zu werden, namentlich wenn man die sexuelle Generation mit in Betracht zieht. Man mag also annehmen, daß Tetraphideen und Polytrichaceen, eventuell auch die Buxbaumiaceen mehr oder minder nahe beieinander aus einem ausgestorbenen Urstamm entsprungen seien, aber frühzeitig besondere Wege der Weiterentwicklung eingeschlagen haben. Diese Bemerkungen mögen hier nicht ganz überflüssig sein, weil es bei den Moosen wohl mehr als bei irgend einer anderen großen Pflanzengruppe an Erörterungen über den verwandtschaftlichen Zusammenhang der einzelnen Abteilungen fehlt, wenigstens an solchen,

---

1) Flora, Bd. LXXX, p. 482. (Selbstverständlich sind auch diese Ausführungen in der bryologischen Literatur unbeachtet geblieben.)

2) Lanzius Beninga stellte — mit Unrecht — jede Analogie zwischen dem Tetraphis- und dem Polytrichaceenperistom in Abrede.

3) Dihm, Flora, Bd. XIX, pag. 335.

welche alle Strukturverhältnisse, auch die Entwicklungsgeschichte, mit in Betracht ziehen. Dies ist nicht geschehen bei einer von Mitten aufgestellten Einteilung der Moose. Mitten hat 1859[1]) nach der Beschaffenheit des Peristoms die Bryaceen in Arthrodonten und Nematodonten geteilt, eine Einteilung, die vielfach angenommen worden ist. Zu den letzteren gehören seiner Meinung nach die Polytrichaceen und Buxbaumiaceen. Die Peristomzähne sollen bei ihnen aus vielen der Länge nach verschmolzenen Zellen bestehen und deshalb auf der Innenseite nie „trabeculae" (Reste von Querwänden) zeigen, wie bei den Arthrodonten, bei denen die Peristomzähne aus einer Anzahl übereinandergestellten Zellreihen hervorgehen. Daß diese Abgrenzung nicht haltbar ist, zeigen schon die Buxbaumiaceen, deren Peristomtrichter aus einer Anzahl übereinander gestellter Zellen sich entwickelt und bei genauerer Betrachtung deutlich die Reste der Querwände zeigt (vgl. Fig. 29 A). Von Dawsonia wurde ferner nachgewiesen, daß die Peristomzähne nicht einzelne Zellen sind, sondern eine Gliederung aufweisen. Die Mittensche Definition läßt sich also nicht aufrecht erhalten, sie würde die so natürliche Familie der Polytrichaceen mitten durchschneiden. Es dürfte überhaupt kaum möglich sein, nach der Peristombildung die Moose in größere Gruppen zu teilen.

In seinem nach Abschluß der vorliegenden Untersuchungen erschienenen Werke „Die Musci der Flora von Buitenzorg"[2]) faßt M. Fleischer die Tetraphideen und Dawsonieen und Polytrichaceen als Archodontei" zusammen[3]). Das Peristom soll hier aus toten ganzen nicht quergegliederten Faserzellen bestehen. Daß dies weder für Tetraphis noch für die Dawsonica zutrifft, wurde oben und in meinen früheren Arbeiten dargelegt. Wenn Fleischer (a. a. O. p. XXVI Anm. 1) sagt: „Daß das Endothecium bei der Peristombildung be-

1) Mitten, Musci Ind. or. Journ. Proc. Linnean Society 1859, Suppl. I.

2) Bd. I, Leiden 1904.

3) Lindberg hat die Tetraphideen (Georgiaceen) schon früher in die Verwandtschaft der Buxbaumiaceen und Polytrichaceen gebracht. Wenn er sagt: „Si cellulae liberae et peristomii et columellae Dawsoniae, penicillum formantes, omnes in conum inter se conjunctae et hic conus in quatuor partes aequales sectus esset, Peristomium cooritur, idem Georgiae haud male simulans, quum et a dentibus et collumellae parte operculari compositum sit" — so ist zu bemerken, daß ganz abgesehen davon, daß Lindberg hier auf dem R. Brownschen Standpunkte betreffs des „Columella-Peristoms" steht, auch die eigenartige Beschaffenheit des Dawsoniaperistoms (Trennzellen, mehrere Lagen von Peristomschichten etc.) eine solche einfache Ableitung untunlich erscheinen läßt. (Lindberg, Observationes de formis praesertim europaeis Polytrichoidearum.)

teiligt ist, beweist schlagend Dawsonia, wo an jungen, bedeckelten Kapseln dieser Vorgang leicht nachzuweisen ist“, so kann ich diese Angabe ebensowenig bestätigen als die von R. Brown, Hooker u. a., durch welche sich wohl auch Fleischer hat beeinflussen lassen; in der — gleichfalls den Tatsachen nicht entsprechenden Angabe, daß das innere Peristom von Buxbaumia nicht quergegliedert sei, wohl von Mitten. Auch die Aufstellung der „Dawsonioidiae“ als eine von den Polytrichaceen getrennte Gruppe läßt sich nicht aufrecht erhalten, vielmehr stellen, wie oben gezeigt wurde, beide nur Gruppen einer sehr natürlichen Familie dar.

Will man die Bryaceen nach ihrer Peristombildung einteilen, so kann nicht mit Mitten die Frage ob die Peristomzähne quergegliedert seien oder nicht in den Vordergrund gestellt werden, sondern das unterscheidende Merkmal ist das, daß die Peristomzähne in dem einen Falle (z. B. bei den Polytrichaceen und manchen Splachnaceen) aus ganzen Zellen (einfachen oder quergegliederten), in dem anderen, durch viel zahlreichere Formen repräsentierten, aus Zellwandstücken besteht. Indes wird man bei Voranstellung eines einzigen Merkmales meist nur zu einer künstlichen Gruppierung gelangen (bei den Splachnaceen kommen z. B. beiderlei Formen der Peristombidung vor), zumal die Moose offenbar ein Beispiel für wiederholte divergente Entwicklung von einfachen Grundformen aus darbieten und dabei außerdem nicht wenige Fälle von Parallel- und Rückbildung aufweisen, wie sie wahrscheinlich in der Verkümmerung des Peristoms von Lyellia und der Reduktion der Peristomzähne von Polytrichum (Dawsonia gegenüber) vorliegen.

2. Dicnemonaceen.

Die Gattung Dicnemon ist von Interesse zunächst wegen ihrer Sporenbildung. Es wurde früher[1]) mitgeteilt, daß die von Montagne für Brutknospen gehaltenen Körper, welche sich in den Sporogonien von Dicnemon und Eucamptodon finden, aus Sporen hervorgegangen sind, vergleichbar also den „mehrzelligen“ (d. h. in dem Sporogon

1) Goebel, Organographie, pag. 345ff. Der bekannte Bryologe C. Müller, dem ich damals das Material verdankte, ließ sich durch meine Mitteilungen nicht überzeugen. Er betrachtete die grossen (in Wirklichkeit vielzellig gewordenen) Sporen als „Mutter- oder Urzellen jüngerer Sporen“ (vgl. sein posthumes Werk Genera muscorum frondosorum, Leipzig 1901, pag. 249). Durch ein Zitat von C. Müller wurde ich aufmerksam auf eine Angabe von Bescherelle (florule bryologique de la nouvelle Calédonie, Ann. d. sc. nat. V. s. 1, 18, 1875). Dieser sagt aber nur von einer Eucamptodonart (E. Balansae) „sporae maximae in capsula germinantes“ (pag. 195).

gekannten) Sporen von Fegatella und Pellia. Ich traf zwei Dicnemonarten, D. calycinum und D. semicryptum als Epiphyten auf Baumästen auf der Südinsel von Neuseeland nicht selten an. Im Folgenden seien zunächst die merkwürdigen anatomischen Verhältnisse dieses Mooses kurz besprochen. Die Blätter von D. calycinum zeigen ein Strukturverhältnis, welches bei keinem anderen Moos bekannt ist und von den Moossystematikern ganz übersehen geworden zu sein scheint[1]). Das kahnförmig gebogene Blatt zeigt nämlich an verschiedenen Stellen sowohl auf der Ober- als an der Unterseite eigentümliche borstenförmige Auswüchse. Namentlich finden sie sich in der unteren Hälfte des Blattes (Fig. 30 und 31). Die Borsten sind teils farblos, teils bräunlich, im letzteren Fall pflegt ihr oberer Teil heller zu sein. Ihre Länge betrug bei einigen gemessenen $^1/_4$—$^1/_2$ mm. Sie bestehen aus zwei bis vier durch dünne Querwände getrennten Zellen. Die Außenwand ist stark verdickt besitzt aber offenbar eine mehr gelatinöse Beschaffenheit, die „verdickten" Wandteile färben sich mit Congorot, während das bei den übrigen Blattzellen im ausgewachsenen Zustande nicht der Fall ist, abgesehen von den Zellen aus den beiden „Blattflügeln." Diese Blattflügelzellen sind, wie ein Querschnitt (Fig. 32, II) zeigt, höher als die gewöhnlichen Blattzellen, in der Flächenansicht sollen sie nach Brotherus quadratisch sein, wozu weder das a. a. O. gegebene Bild Fig. 199 *D* noch meine Beobachtungen stimmen (vgl. Fig. 33, I von *D* semicryptum). In jüngeren Blättern sind die Zellwände dieser Blattflügelzellen farblos, später bräunlich. Daß sie in ihrer chemischen Beschaffenheit von der der Wände der übrigen Blattzellen abweichen, ist zweifellos, offenbar dienen sie, wie auch sonst die Blattflügelzellen speziell der Wasseraufnahme und Wasserspeicherung[2]), namentlich werden wir auch die dicken, gelatinösen Membranen als wasserspeichernd

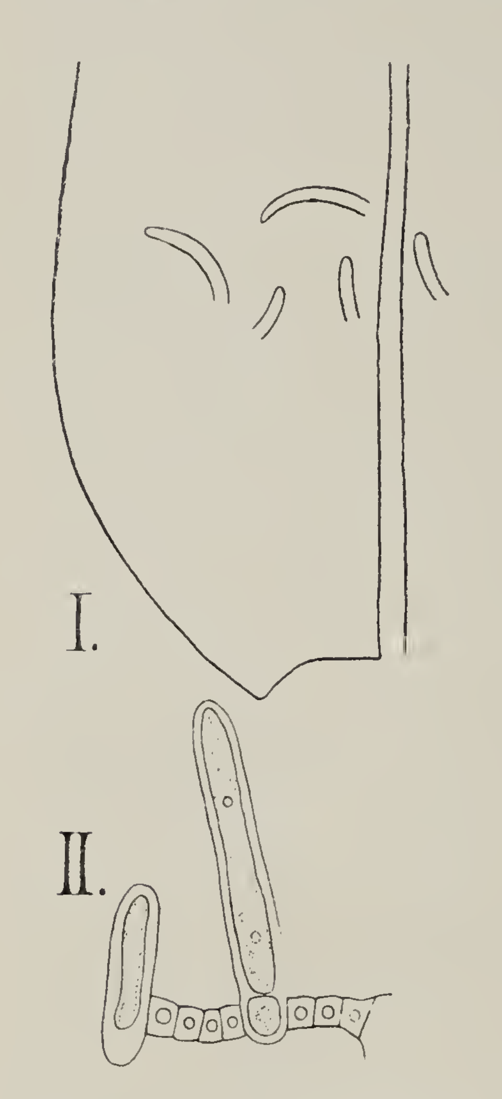


Fig. 30. Dicnemon calycinum. I. Oberansicht eines Stückes der Blattbasis mit „Borsten"; II. Stück eines Blattquerschnittes, welcher zwei Borsten getroffen hat.

---

1) So z. B. auch in Engler-Prantl, Nat. Pflanzenfamilien, 212. Lieferung, pag. 339, wo eine nicht sehr genaue Zeichnung des Blattzellnetzes gegeben ist.

2) Vgl. auch W. Lorch, Beiträge zur Anatomie und Biologie der Laubmoose. Flora 1894, Bd. LXXVIII, pag. 449.

betrachten dürfen, wie dies auch bei manchen Lebermoosen der Fall ist. Mit diesen Blattflügelzellen stimmen nun die Auswüchse der Blattfläche in ihrer Struktur überein. Sie entspringen teils der Ober- teils der Unterseite der Blätter, zuweilen sieht man auch ein und dieselbe Zelle sowohl nach oben als nach unten in eine Borste auswachsen. Diese Borsten bilden ein Sparrenwerk zwischen den Blättern, sie werden also Wasser leicht zwischen sich festhalten und aufnehmen können. Zuweilen sind sie mit einem oder zwei Seitenästen versehen und erinnern dann einigermaßen an Protonema, resp. Rhizoiden. Als eigentümlich modifizierte Protonemabildungen glaube ich sie um so mehr auffassen zu sollen, als sie bei der unten zu besprechenden Gattung Mesotus noch mehr der Protonemaform sich nähern (Fig. 33).



Fig. 31. Dicnemon calycinum. Teil eines Längsschnittes durch ein Stämmchen, die Borsten entspringen auf der Ober- und Unterseite der längsdurchschnittenen Blätter.

Bei D. semicryptum, dessen Blätter keinen Mittelnerv haben, fehlen die Auswüchse. An ihrer Stelle finden sich auf der Blattfläche einige Zellen, welche sich durch ihre Dünnwandigkeit und offenbar durch der Membran aufgelagerte Gallerte auszeichnen (Fig. 32, III), sie färben sich mit Kongorot. Solche „Schleimzellen", wie sie kurz genannt sein mögen, fanden sich auch bei Eucamptodon Hampeanus und dem unten zu erwähnenden in Neuseeland nicht seltenen Mesotus celatus, sie liegen hier oft zu mehreren (bis zu vier) nebeneinander. Daß diese „Schleimzellen" nichts anderes als die ersten Anfänge der Auswüchse bezeichnen, geht schon daraus hervor, daß sie den Jugendstadien dieser täuschend ähnlich sehen und auch bei Dicn. calycinus nicht selten das Auswachsen dieser Zellen unterbleibt. Dicn. obsoletinerve Hpe. et C. M. dagegen, eine weitere in Neuseeland gesammelte Art gehört nicht zu der Gattung Dicnenon. Es hat einzellige grüne Sporen, und auch der Blattbau ist von dem von Dicnenon verschieden, es fehlen Auswüchse und Schleimzellen, dagegen ist reichliches Stengelprotonema vorhanden, an welchem sich auch zahlreiche, aus Zellreihen bestehende Brutkörper bilden.

Zu den Dicnemonaceen hat Brotherus neuerdings auch die neuseeländische Gattung Mesotus gestellt, wesentlich auf Grund der „vielzelligen" Sporen. Die anatomische Untersuchung zeigte, daß damit

offenbar die Gattung ihre richtige Stelle im System erhalten hat, vor allem weisen ihre Blätter dieselben eigentümlichen Auswüchse wie bei Dicnemon auf. Während sie bei letzterer Gattung auf beiden Blattseiten auftreten, sind sie bei Mesotus im wesentlichen auf die Unterseite des Blattes beschränkt, treten hier aber um so reichlicher auf. Bei Dicnemon (welches ich zuerst untersuchte) hatte ich die Auswüchse nur nach längerem Zaudern als Protonema bezeichnet. Bei Mesotus tritt ihre Übereinstimmung mit dem Protonema ohne weiteres hervor (vgl. Fig. 33). Sie sind hier wiederholt verzweigt, gleichen aber sonst denen von Dicnemon, namentlich in der Dickwandigkeit und Braunfärbung der älteren Teile, wobei auch hier außerhalb der braungefleckten Wandschicht ein ungefärbter Überzug sich meist wahrnehmen ließ. Die Endzellen der Fäden haben noch ungefärbte Membranen.

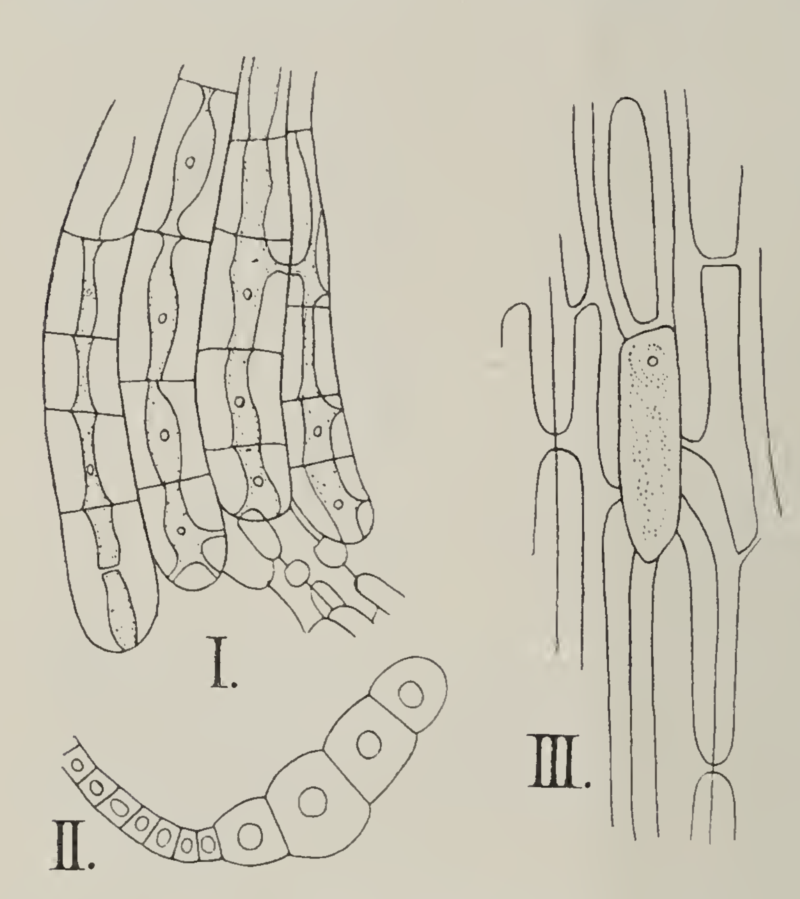


Fig. 32. Dicnemon semicryptum. I. Zellen der Blattbasis in Flächenschnitt; II. Stück eines Querschnitts durch die Blattbasis; III. Stück der Blattfläche in Flächenansicht mit „Schleimzelle".

Wir können somit als einen systematischen Charakter aller Dicnemonaceen außer der merkwürdigen Sporenbildung noch die Protonemabildung auf den Blättern betrachten, die in verschiedener Weise auftritt: bei Mesotus noch mit dem Protonema im wesentlichen übereinstimmend, bei Dicnemon mehr modifiziert und bei D. semicryptum und Eucamptodon auf die Anfangsstadien, die Bildung von „Schleimzellen" reduziert. Protonemabildung an Moosblättern ist, wenn wir von der Brutknospenbildung absehen, als normales Vorkommnis meines Wissens einerseits bei den Blättern von Oedipodium Grifithii (wo kurze rhizoidenartige Auswüchse am Rand und auf der Unterseite auftreten) und bei chlorophyllosen Blättern, denen von Buxbaumia, und den Niederblättern von Polytrichaceen bekannt, wenn man nicht die chlorophyllhaltigen Zellreihen auf den Blättern einiger Barbula- (B. aloides, ambigua, membranifolia) und Pottiaarten (P. cavifolia, barbuloides u. a.) hierhin rechnen will[1]). Die letzteren dienen aber auch der Assimilation, während

1) Vgl. Organographie, pag. 340.

es sich bei den eigenartigen Auswüchsen der Dicnemonaceenblätter dem Obigen zufolge um Einrichtungen handelt, die mit der zeitweiligen Wasserarmut des Standortes dieser epiphytischen Formen in Beziehung stehen. Eine solche Einrichtung wird für die Pflanzen umsomehr von Bedeutung sein, als das Stämmchen keinen Zentralstrang besitzt, eine Wasserverschiebung hier also jedenfalls nur langsam vor sich gehen wird. Die Seta dagegen hat ein zentrales Hydroidenbündel, obwohl sie kurz und durch Hochblätter umhüllt ist.

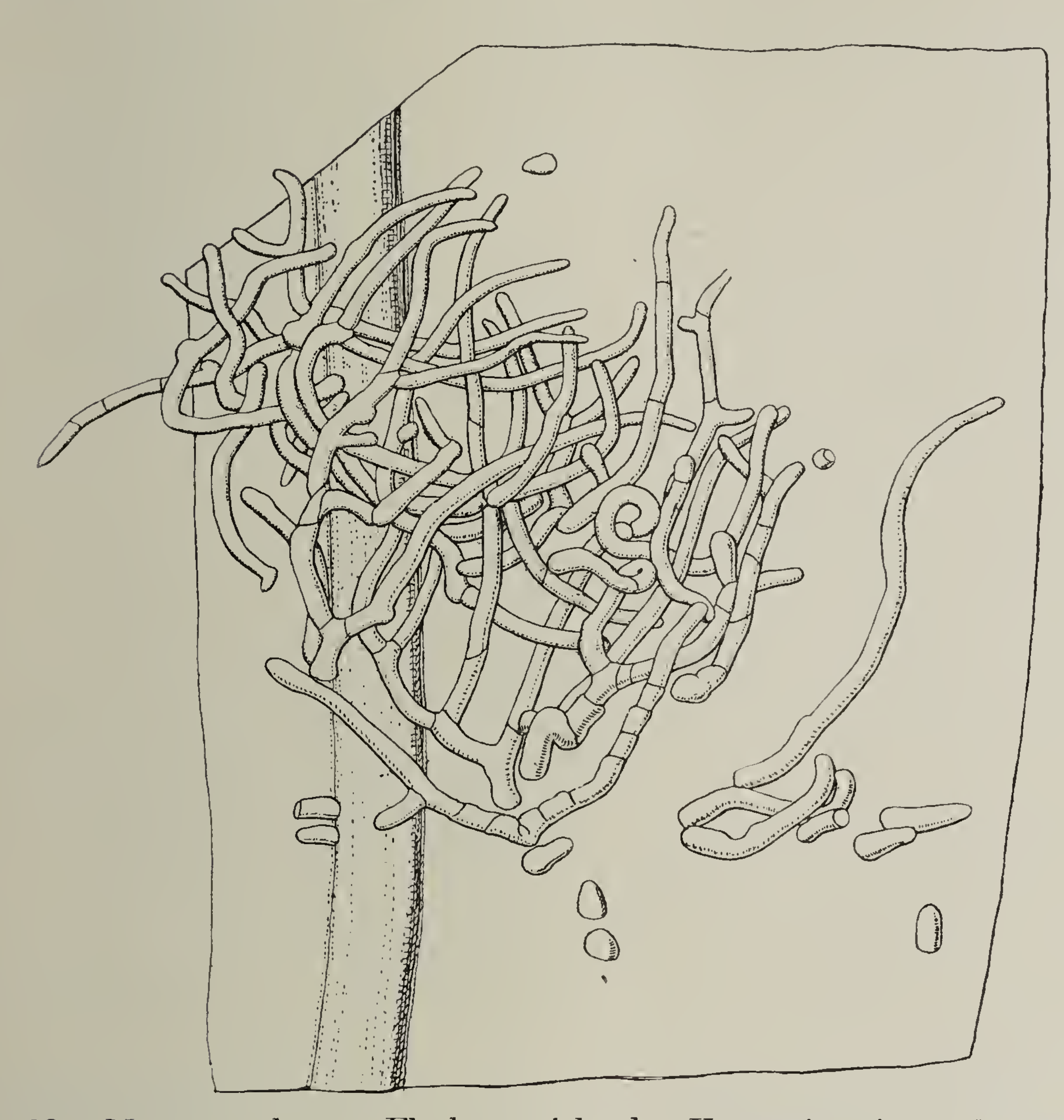


Fig. 33. Mesotus celatus. Flächenansicht der Unterseite eines Blattstückes.

Daß die Dicnemonarten auf periodisch eintretende Trockenzeiten eingerichtet sind, ergibt sich auch aus der Gestaltung der Fortpflanzungsorgane. D. calycinum sowohl als D. semicryptum haben ihren Namen daher, daß die Sporogonien an ihrer Basis von einem aus eigentümlich gestalteten Perichätialblättern umgebenen Hohlzylinder eingeschlossen sind. Dieser entwickelt sich an der weiblichen Blüte schon sehr früh und stellt einen ausgiebigen Trockenschutz dar. In der Basis des durch die Perichätialblätter gebildeten Hohlzylinders findet sich das befruchtete Archegonium, von steril gebliebenen umgeben. Die Calyptra ist fein

papillös[1]). Jede Außenzelle treibt einen kurzen nach oben gerichteten Fortsatz. Die Calyptrapapillen betrachte ich hier wie in anderen Fällen als Einrichtungen zur Wasseraufnahme, sie finden sich in ganz ähnlicher Weise auf dem „Perigon" mancher Lebermoose, z. B. von Frullania-arten. Später werden ihre Zellwände stark verdickt, dann können sie für die Wasseraufnahme nicht mehr in Betracht kommen. Die Calyptra besitzt hier einen so derben Bau, wie ich ihn bei keinem andern

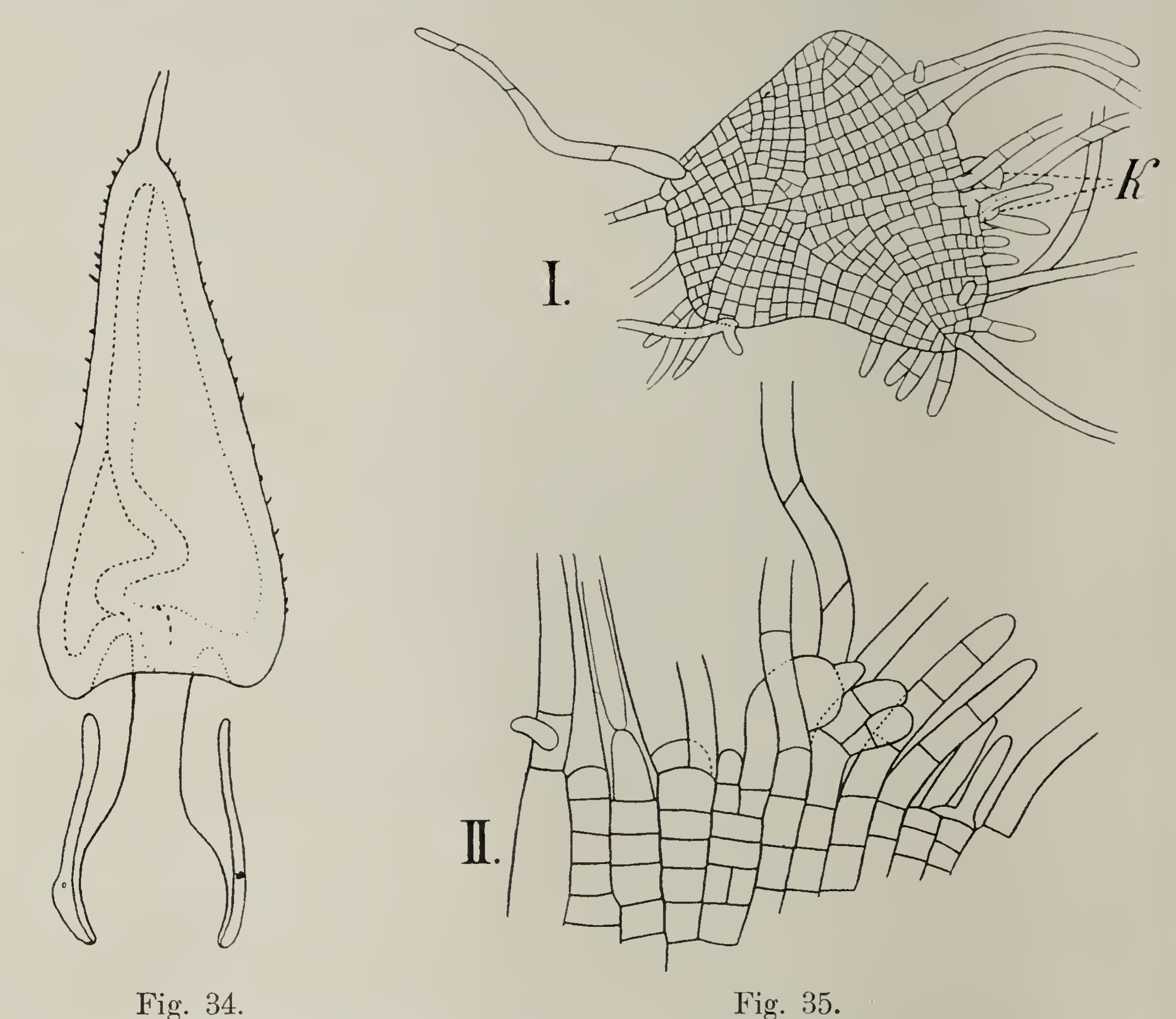


Fig. 34. Fig. 35.

Fig. 34. Dicnemon semicryptum. Archegonium mit Embryo (letzterer gekrümmt und punktiert). Der Calyptra schließt den Embryo nicht dicht ein, sondern bildet einen „Wasserbauch".

Fig. 35. Dicnemon calycinum. Keimung der vielzelligen Sporenkörper. I ganze Spore, II (stärker vergr.) Randpartie mit zwei Knospenanlagen (*K* in I).

Laubmoose kenne. Auf einem Querschnitt zeigt sie sich aus etwa einem Dutzend Zellschichten zusammengesetzt. Die inneren zwei bis drei Zellschichten sind dünnwandig, die äußeren sehr stark verdickt, ihr Querschnitt gleicht dem von Sklerenchymfasern. Wird also schon dieser Bau das

1) Hooker, Musci exotici Tab. XVII sagt von der Calyptra „apice scabra". Die Papillen finden sich aber nicht nur am Scheitel, sie sind gegen die Spitze hin nur etwas auffälliger.

junge Sporogon vor Austrocknung schützen, so kommt dazu noch eine weitere Eigentümlichkeit: die junge Calyptra bildet einen „Wasserbauch". (Fig. 34.) So habe ich eine mit Flüssigkeit erfüllte Ausbauchung der Calyptra genannt[1]), welche bis jetzt nur bei einigen Funariaceen bekannt war, wo das Vorhandensein von Flüssigkeit in der Calyptra-Ausbauchung leicht nachweisbar ist. Bei Dicnemon ist dasselbe kaum zweifelhaft, direkt nachgewiesen ist es hier nicht, da ich auf das Vorhandensein des Wasserbauches erst bei Untersuchung meines Alkoholmateriales aufmerksam wurde. Auch hier ist anzunehmen, daß das Wasser, dessen Verdunstung durch die dicke Calyptra und ihre Perichätialhülle verhindert wird, von dem jungen Sporogon als Reservestoff verwendet werden kann.

Die Lage des Sporogons innerhalb der ausgebauchten Calyptra ist eine eigentümliche. Es liegt nämlich darin nicht gerade, wie bei Funaria, sondern gekrümmt. Es dürfte dies damit zusammenhängen, daß trotz des Vorhandenseins einer Trennungszone an der Basis der Calyptra das Abreißen wegen der Dicke der letzteren einen größeren Arbeitsaufwand als sonst erfordert; der Embryo biegt sich zunächst, da er bei seinem Längenwachstum oben an der Calyptra Widerstand findet und seitlich nicht von ihr fest umgeben ist. Später hebt er die Calyptra ab, dann streckt sich die Seta gerade, sie erreicht wie bei vielen epiphytisch wachsenden Laubmoosen nur eine unbedeutende Länge, die aber zur Sporenaussaat genügt.

Die Weiterentwicklung der Sporen außerhalb der Sporogonien konnte ich nach längerem Suchen an einigen in den Dicnemonrasen gefundenen Sporen beobachten. Es zeigte sich dabei, daß die früher (Organographie p. 346) geäußerte Vermutung, daß sich aus den Sporenzellkörpern ein Fadenprotonema bilde, richtig war. Aber die „Keimung" ist doch eine eigenartige (Fig. 35). Zunächst entstehen am Rande des flachen Zellkörpers eine Anzahl Protonemafäden, welche der Hauptsache nach als Rhizoiden funktionieren, d. h. den Zellkörper an das Substrat anheften und ihm Wasser zuführen. Die Rhizoidenbildung ist dabei nicht auf den Rand beschränkt, es können auch aus der Fläche (wahrscheinlich aus der dem Lichte abgekehrten) Rhizoiden entspringen. Zwischen den randständigen Rhizoiden fanden sich nun bei einer „Spore" zwei kurze dicke, an der Spitze gekrümmte Fäden (*K*, Fig. 35, I), welche, wie die nähere Untersuchung zeigte, an der Spitze je eine Stammknospe angelegt hatten. Hier war das Protomenastadium

---

1) Flora 1895, pag. 474; Organographie, pag. 372.

auf eine einzige Zelle beschränkt, ähnlich etwa wie bei Tetraphis, wo die an der Basis der Protonemablätter entstehenden Fäden auch sofort zur Knospenbildung übergehen können. In beiden Fällen dürfen wir also annehmen, daß die Entwicklung der Fadenbildung abgekürzt wird, wenn die zur Knospenbildung notwendigen Nährmaterialien vorhanden sind [1]). Es erscheint sehr wohl möglich, experimentell die Protonemabildung auch bei solchen Moosen, bei denen es unter gewöhnlichen Umständen reich entwickelt der Knospenbildung vorausgeht, durch Ernährung mit geeigneten organischen Verbindungen sehr bedeutend abzukürzen. Auf die biologische Bedeutung der Sporenausbildung wird unten einzugehen sein. Zunächst fragt es sich, wie die Sporen eigentlich zustande kommen, denn wenn ich auch früher die mehrzelligen Körper als Sporen bezeichnet habe, so wurde doch dafür kein Beweis geliefert; die Tatsache, daß sie in der Kapsel sich finden, beweist ebensowenig, daß sie aus Sporenmutterzellen entstanden sind, als das Vorkommen der Adventivembryonen bei manchen Monokotylen und Dikotylen beweist, daß sie aus der Eizelle entstanden sind. Wie diese Embryonen aus dem Nucellargewebe entspringen, könnten auch die Zellkörper in die Dicnemonkapsel aus anderen Zellen als den Sporenmutterzellen hervorgehen. Entstehen sie aber wirklich aus letzteren, so sind zwei Möglichkeiten vorhanden: entweder es findet eine Tetradenteilung der Sporenmutterzelle statt und jede Tochterzelle [2]) wird einzeln innerhalb des Sporogons zu einem vielzelligen Körper (so ist es z. B. bei Pellia), oder die vier Tochterzellen trennen sich nicht und wachsen zusammen zu einem Zellkörper heran. So unter der Voraussetzung, daß eine Tetradenteilung eintritt, eine Voraussetzung, welche man bis zum Erweis des Gegenteils festhalten wird, zumal wir soeben gesehen haben, daß jede der oberflächlich gelegenen Zellen [3]) des vielzelligen Sporenkörpers offenbar imstande ist, zu einem Protonemafaden auszuwachsen, also sich wie eine gewöhnliche Spore zu verhalten. Diese Tatsache ist leichter verständlich,

---

1) Ganz ähnliches zeigen bekanntlich die Makrosporen der heterosporen Pteridophyten, deren Prothalliumentwicklung der der isosporen Formen gegenüber abgekürzt erscheint. Das Verhalten der Mikrosporen zeigt, daß es nicht nur auf die Menge, sondern auf die Qualität des den Sporen mitgegebenen Materials ankommt.

2) Eventuell auch nur eine von ihnen.

3) Auch die im Innern des Sporenkörpers befindlichen haben wohl latent die Fähigkeit, zu Protonemafäden auszuwachsen, werden aber durch ihre Lage daran verhindert. Wenn man einen Sporenkörper zerschneiden würde, erhielte man sehr wahrscheinlich auch aus den jetzt freigelegten inneren Zellen Protonema. Normal aber geben sie die in ihnen abgelagerten Baustoffe offenbar an die auswachsenden peripherischen Zellen ab.

wenn es sich um vielzellige Sporen handelt, als wenn die Sporen resp Tetradenbildung unterdrückt sein und die in der Kapsel befindlichen Zellkörper gefächerte Archesporzellen vorstellen würden, in welchen es zur Bildung von Sporen anscheinend nicht gekommen ist. Es könnte ja immerhin in jeder Zelle des Sporenkörpers eine Vierteilung des Zellkerns und dann eine Verkümmerung von den Kernen eintreten.

Leider gestattete mir mein Material nicht, die Entwicklung der Sporen eingehend zu untersuchen. Es fanden sich teils alte Kapseln mit reifen Sporen, teils ganz junge Sporogonien vor. In den älteren Kapseln lagen die Sporenkörper dicht aufeinander geschichtet (Fig. 36), außer ihnen war nur noch die Kapselwand und die (in ihrem oberen Teile zuweilen verschrumpfte) Columella vorhanden. Es waren von den Sporenkörpern nicht selten eine Anzahl der Zellen verkümmert. Die Gestalt der Sporenkörper wird durch ihre Lage bestimmt und ist daher nicht überall dieselbe. Jedenfalls aber kann man nicht von ihnen sagen: „einen abgestutzten ..... Kegel bildend", wie dies in „Nat. Pflanzenfamilien", a. a. O. p. 340, geschieht. Die Lage der „Sporen" stimmt nun, wie die Abbildung zeigt, mit der des sporogenen Zellgewebes überein.

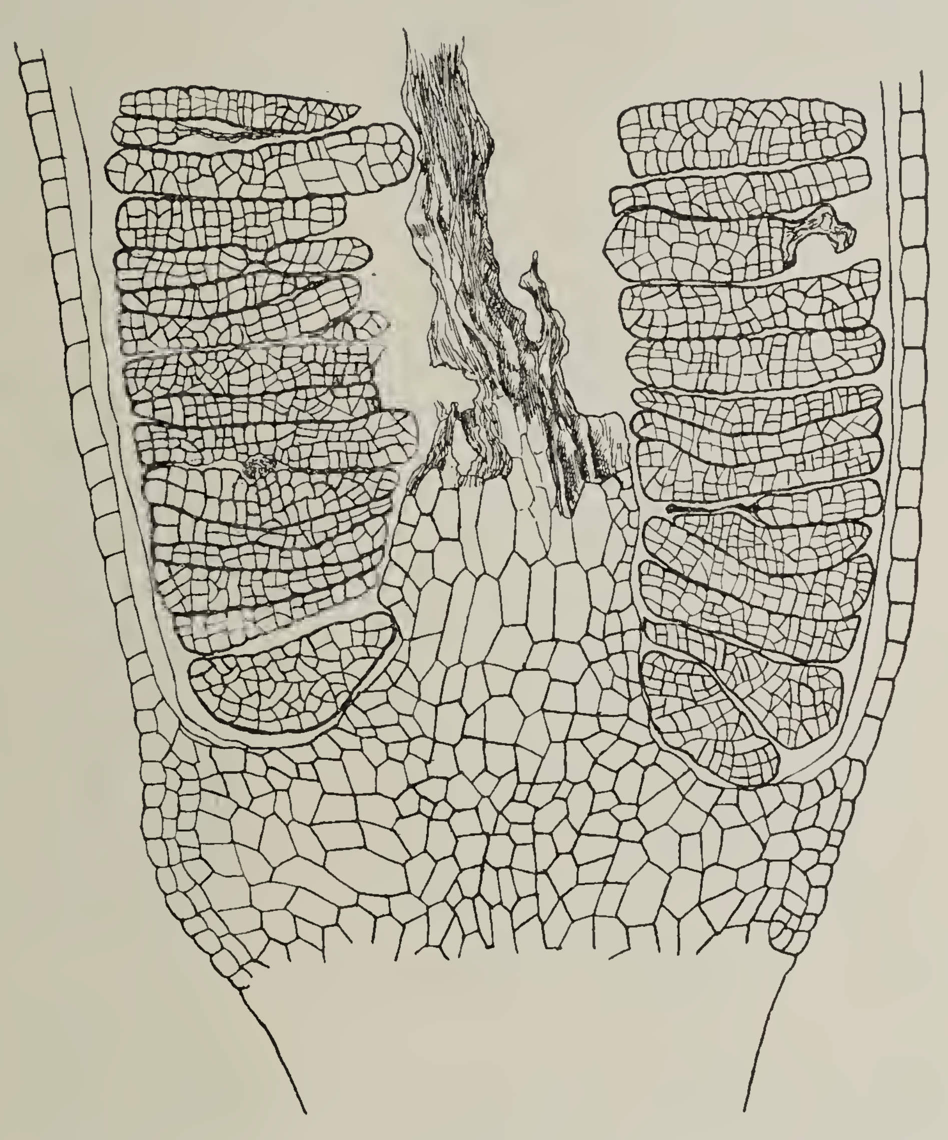


Fig. 36. Dicnemon. Längsschnitt durch den basalen Teil eines Sporogons. Die Columella ist oben verschrumpft.

Das nächstjüngere Stadium zeigte ein aus großen Zellen gebildetes Archespor, welches durch mehrere Zellagen von dem tonnenförmigen Interzellularraum getrennt ist, der wie gewöhnlich im Exotheciuum sich bildet. Die Deckelcolumella erweist sich hier wie in anderen Fällen besonders deutlich als ein Wasserspeicher. Das Wachstum der Archesporzellen ist insofern ein eigentümliches, als sie später voneinander (im

Querschnitt) getrennt erscheinen. Es wachsen nämlich die umgebenden Zellen von der Grenze zweier Archesporzellen zwischen diese hinein, so daß die Archesporzellen einander nicht mehr oder nicht mehr überall berühren und allseitig von sterilen Zellen umgeben sind, während sie der Länge nach im Zusammenhang bleiben (Fig. 37, IV). Diese Lage wird eine rasche und ausgiebige Ernährung der Archesporzellen ermöglichen. Tatsächlich sind auch die Columella und die außerhalb des Archespors liegenden Zellen sehr reich an Nährmaterialien, die von den Archesporzellen zur Bildung der Sporenkörper verwendet werden, die außerhalb der letzteren liegenden zahlreichen Zellschichten werden später größtenteils zusammengedrückt.

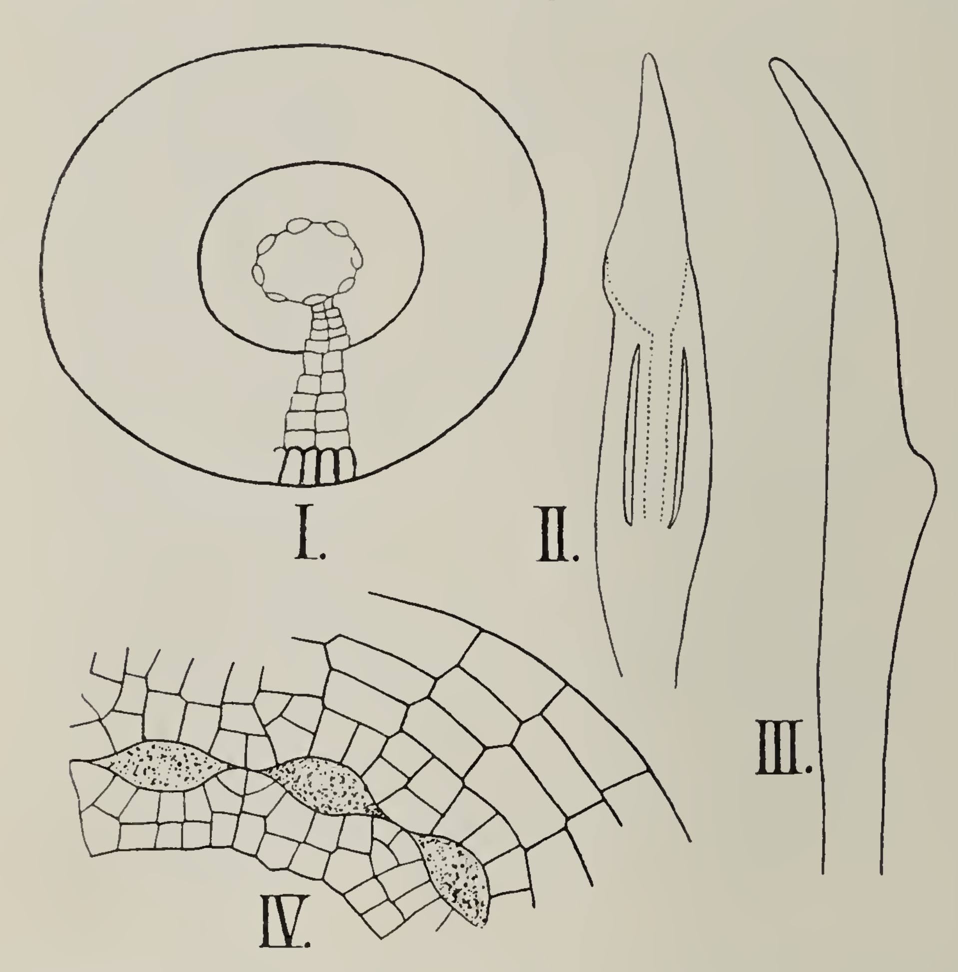


Fig. 37. Dicnemon calycinum. I. Querschnitt durch eine junge Kapsel, Archesporzellen eingezeichnet. II. Längsschnitt durch eine junge Kapsel, Archespor und seine sterile Fortsetzung punktiert. III. Umriß eines jüngeren Sporogons, unterhalb des zur Kapsel werdenden Teiles findet sich eine einseitige Ausbauchung. IV. Archespor mit Umgebung im Querschnitt, stärker vergrößert als in I.

Später vergrößern sich die Archesporzellen noch beträchtlich und erhalten eine gelatinöse Wand, worauf sie sich teilen. Sicher ist also, daß die Sporenkörper aus Teilungen der Archesporzellen hervorgehen, wenn sie als vielzellige Sporen aufgefaßt werden, so sprechen dafür die Beschaffenheit der Wand, namentlich der Besitz eines Exo- resp. Epispors, und Analogiegründe (mit Pellia und Fegatella) und die Keimungserscheinungen; ein direkter Beweis dafür aber konnte nicht geführt werden. Es ist mir am wahrscheinlichsten, daß das Archespor direkt zu den Sporenmutterzellen wird, darauf deutet wenigstens die gelatinöse, in einigen Fällen beobachtete Wandbeschaffenheit hin. Ob nun hier eine Tetradenteilung stattfindet und die einzelnen Sporen miteinander vereinigt bleibend sich weiter teilen oder ob nur eine Spore sich von der Tetrade entwickelt — das sind Fragen, die ein an Ort und Stelle lebender Botaniker oder ein solcher, der gerade die richtigen Entwicklungsstadien

sammelt, wird zu entscheiden haben. Im Grunde kommt es darauf hinaus, ob und wann die Reduktionsteilung eintritt, die Bildung freier Tetraden könnte ja ebenso unterbleiben, wie dies bei manchen Angiospermenmikrosporongien der Fall ist.

Weiter entwickelte Pflanzen an den keimenden Sporen fand ich in einem Sporogon von Dicn. calycinum. Diese waren dadurch merkwürdig, daß sie nach Hervorbringung einiger Blätter (deren Zahl bei den Pflänzchen variierte) zur Antheridienbildung übergegangen waren (Fig. 39). Sie stellten also Zwergmännchen dar von winziger Kleinheit, sie sind mit bloßem Auge meist nicht sichtbar, ihre Länge betrug $^1/_3$ mm und mehr. Es läßt sich aus dieser vereinzelten Beobachtung nicht schließen, ob die Antheridienbildung bei Dicnemon regelmäßig auf Zwergmännchen stattfindet oder nicht. Denn es ist ganz gut möglich, daß die Antheridienbildung hier deshalb frühzeitig eintrat, weil die Bedingungen für das vegetative Wachstum ungünstiger waren, während sonst an weiter entwickelten Pflanzen Antheridien auftreten. Da die beschreibenden Bryologen Dicnemon als dioecisch bezeichnen, ist wohl die letztere Annahme wahrscheinlich. Sie gilt aber, wie mir scheint, auch für einige andere Moose mit Zwergmännchen. Es gibt alle Abstufungen von Formen, bei denen die männlichen Pflanzen nur etwas kleiner sind, als die weiblichen, bis zu solchen, bei denen sehr bedeutende Größendifferenzen auftreten.

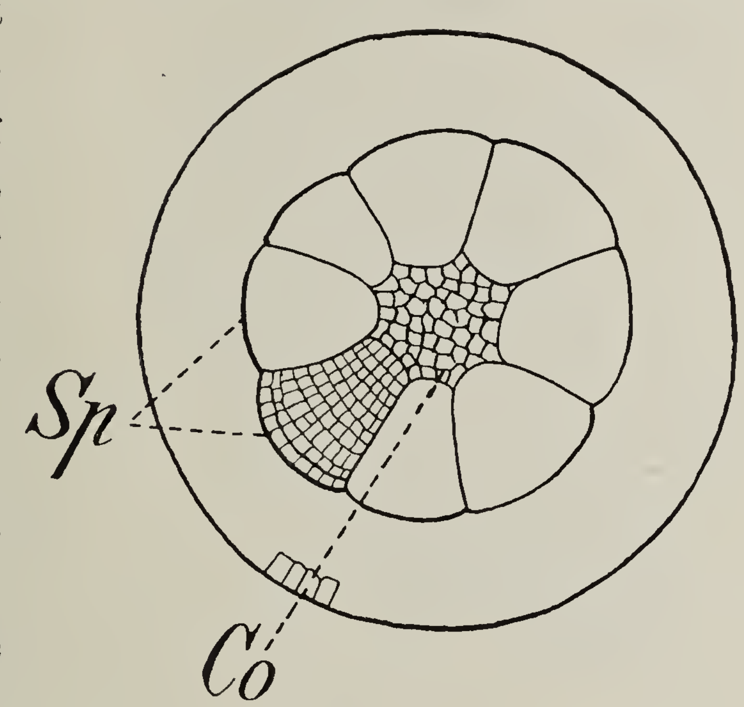


Fig. 38. Dicnemon semicryptum. Querschnitt durch den Kapselteil, *Sp* die vielzelligen Sporenkörper, *Co* Columella.

Kleine Zwergmännchen sind z. B. beobachtet bei Dicranaceen, Leucobryum, Fissidens anomalus u. a. Bei Dicranum scoparium [1]) kommen die männlichen Pflanzen teils als Zwergmännchen im Wurzelfilze, teils in 3 und mehr cm hohen Rasen vor, während bei anderen dioecischen Dicranumarten die männlichen Pflanzen teils nur als Zwergmännchen, teils als wohlentwickelte Pflanzen bekannt sind, auch bei Leucobryum kommen teils Zwergmännchen, teils wohlentwickelte männliche Pflanzen vor. In derartigen Fällen dürfte das Auftreten von Zwergmännchen

1) Vgl. z. B. Roth, Die europäischen Laubmoose, Bd. I, pag. 276.

durch ungünstige Ernährungsverhältnisse bedingt sein. Wissen wir ja doch auch von den Farnen, daß Antheridien sich an schlecht ernährten Prothallien bilden können, welche zur Hervorbringung von Archegonien nicht imstande sind, und daß das Auftreten der Antheridien in eine sehr frühe Entwicklungsstufe verlegt werden kann, in der sonst nur vegetatives Wachstum eintritt. Die Annahme, daß das Auftreten von Zwergmännchen wenigstens bei manchen Moosen durch ungünstige Ernährungsbedingungen begünstigt wird, wird auch gestützt durch das gelegentliche Auftreten von Zwergweibchen. Solche habe ich bei Conomitrium Julianum früher beobachtet und abgebildet [1]). Aus der Calyptra des Sporogons entstandene Pflänzchen gingen schon nach Hervorbringung von acht Blättern zur Archegonienbildung über, was sicher bedingt ist durch die Ernährungsverhältnisse [2]), unter denen diese Sprosse standen. Die ganze Frage bedarf durchaus der experimentellen Behandlung. Ohne eine solche stehen die aus den bisherigen Beobachtungen gezogenen Schlüsse in der Luft.

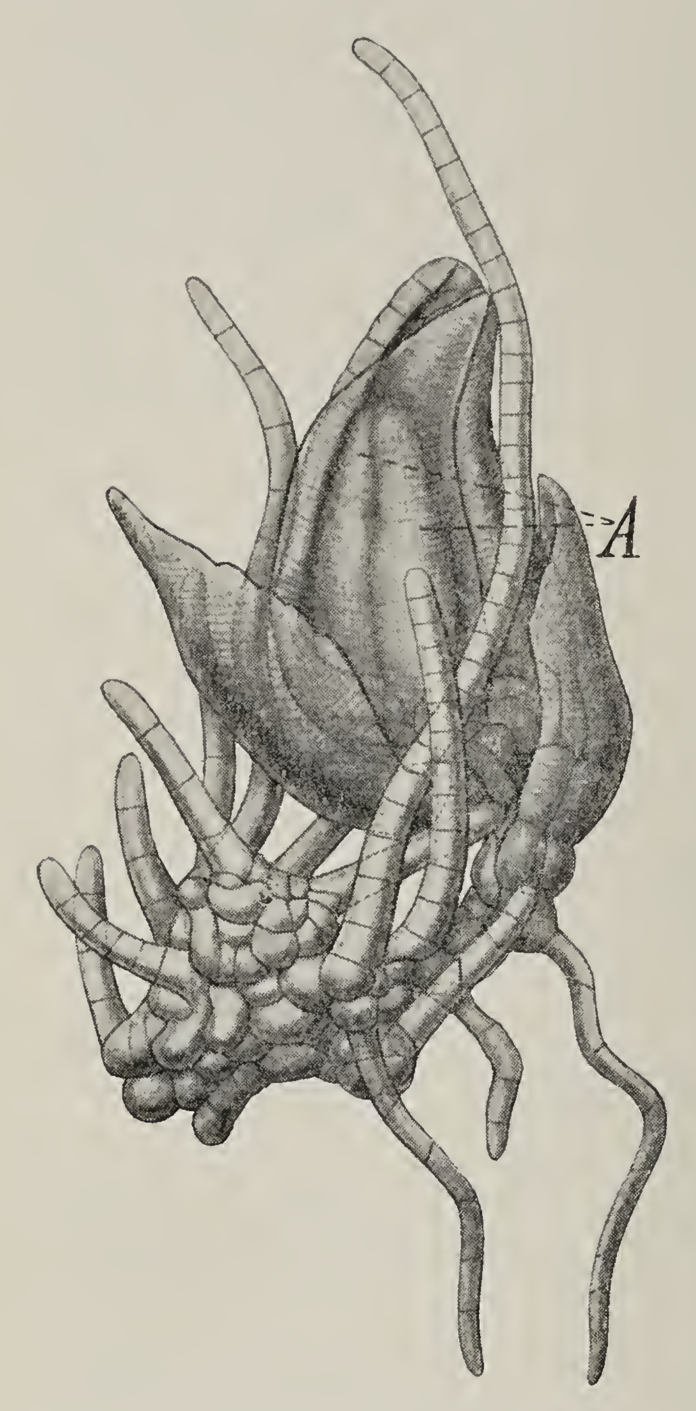


Fig. 39. Dicnemon calycinum. Aus einem Sporenkörper hervorgegangenes „Zwergmännchen“. *A* durchschimmernde Antheridien.

Fleischer hat z. B. neuerdings [3]) die interessante Beobachtung mitgeteilt, daß die Zwergmännchen von Macromitriumarten entstehen aus Sporen, welche auf den Blättern weiblicher Pflanzen gekeimt sind. Er zieht daraus, daß bei den Macromitriumarten und Schlotheimia keine männlichen Pflanzen von normaler Größe bekannt sind, den Schluß, daß das Vorkommen von Zwergmännchen auf den Blättern nicht durch die

1) Goebel, Die Muscineen in Schenk, Handbuch der Botanik 1884, pag. 390.

2) Es ist selbstverständlich damit nur gesagt, daß diese hier für die Archegonienbildung günstig, für das vegetative Wachstum ungünstig waren.

3) Fleischer, Die Musci der Flora von Buitenzorg, Bd. II, pag. 402, 427.

ungünstigen Ernährungsverhältnisse bedingt sei. Indes kann dieser Schluß als ein ganz sicherer zunächst wohl kaum betrachtet werden, jedenfalls wäre es von Wert zu wissen, wie die Entwicklung der Pflanzen verläuft, wenn die Sporen auf günstige Nährböden ausgesät werden. Bilden sich auch dann Zwergmännchen, so müßten die Bedingungen für deren Zustandekommen schon in der Spore gegeben sein. Fleischer gibt auch an, daß die Sporen der Macromitriumarten, welche Zwergmännchen besitzen, von auffallend verschiedener Größe seien, was auch für andere Moose, z. B. Cleistostoma, angegeben wird. Auch hier aber kann nur experimentell darüber Aufklärung gewonnen werden, ob bestimmte Sporen die Zwergmännchen liefern, oder ob alle dazu imstande sind. Philiberts[1]) Beobachtungen, wonach Zwergmännchen bei Camptothecium lutescens und Homolathecium fallax an Protonema sich bilden, das alten, scheinbar abgestorbenen Teilen weiblicher Pflanzen entspringt („dans la partie inférieure et plus vieille, sur les rameaux déjà desséchés) sprechen dafür, daß hier die Produktion männlicher Pflanzen durch die durch den Ursprungsort gegebenen Bedingungen bestimmt wird. Alte Stammteile ergeben bei der Regeneration oft andere Resultate als kräftige; Regenerate, welche weniger gut ernährt sind, als die aus kräftigen Stammteilen entspringenden. Dies dürfte der Grund für das Auftreten männlicher Pflanzen sein, deren Größe übrigens nach Philiberts Angabe variiert. Ebenso entstehen nach demselben Autor männliche Pflanzen auf den unteren, alten, zum Teile abgestorbenen Blättern der weiblichen Pflanzen von Fissidens bryoides, diese Zwergmännchen erreichen, ähnlich wie die oben von Dicnemon beschriebenen, nur eine Größe von $^1/_3$ mm; außerdem kommen nach anderen Autoren auch achselständige Blüten in der unteren Hälfte des Jahressprosses vor.

Fassen wir die Erörterungen über die Zwergmännchen kurz zusammen, so läßt sich sagen:

1. Die Hervorbringung von Antheridien findet bei den Moosen (wenigstens bei vielen) ähnlich wie bei den Farnprothallien unter äußeren

---

1) Philibert, les fleurs mâles du Fissidens bryoïdes, Revue bryologique 1883, pag. 65. Zwergmännchen sind bekannt bei den oben genannten Macromitriumarten, Leucobr. glaucum, Dicranum Schraderi, palustre, undulatum u. a., Hypnum lutescens, H. aureum (vgl. betr. der letzteren Gümbel, Der Vorkeim, Nova acta acad. Leop.-Carol., vol. XXIV, p. II, pag. 627). Für Rhizogoniumarten sind, wie unten gezeigt werden soll, irrigerweise Zwergmännchen angegeben worden. Die „männlichen Pflanzen“ sind in Wirklichkeit basale Seitenknospen der beblätterten Triebe. Denkt man sich diese Seitenknospe einem Protonemafaden aufsitzend, wie dies bei der „Verzweigung“ von Schistostega der Fall ist, so würde man allerdings Zwergmännchen erhalten.

Bedingungen statt, welche für die Archegonienbildung nicht ausreichen. Wir sehen demgemäß die männlichen Pflanzen oft schmächtiger entwickelt als die weiblichen, eine Verschiedenheit, welche bei einer Anzahl von Moosen sich bis zur Bildung von Zwergmännchen steigert.

2. Die Bildung der letzteren ist bei einer Anzahl von Formen (Dicranum scoparium, D. congestum, Leucobryum glaucum) offenbar von Ernährungsverhältnissen bedingt, unter günstigen Bedingungen sind die männlichen Pflanzen keine Zwergmännchen, wenn sie auch hinter den weiblichen an Größe zurückbleiben.

3. Ob bei diöcischen Moosen unter günstigen Ernährungsbedingungen nur weibliche, unter ungünstigeren nur männliche Exemplare entstehen, oder die Sporen schon sexuell differenziert sind, ist unbekannt, möglicherweise verhalten sich verschiedene Formen in dieser Hinsicht verschieden. Wenn man die diöcischen Lebermoose (bei denen Zwergmännchen bis jetzt nicht bekannt sind) zum Vergleich heranzieht, so ist es wahrscheinlich, daß die Sexualdifferenz schon in den Sporen bestimmt ist.

Fragen wir nach den Beziehungen der merkwürdigen Sporenbildung von Dicnemon zu äußeren Faktoren, so ist zweierlei zu unterscheiden. Erstens die Frage nach dem eventuellen Nutzen und zweitens die nach den Bedingungen, unter denen sie sich entwickeln konnte. Was den Nutzen anbelangt, so ist klar, daß die Keimung innerhalb der Sporogonien die Keimung außerhalb abkürzt. Die vielzelligen Körper können rascher sich befestigen und Moospflanzen entwickeln, als wenn sie erst allmählich ein Protonema entwickeln müßten, zumal die Sporenkörper auch chlorophyllhaltig sind. Die rasche Befestigung (womit auch die flache Gestalt der Zellkörper in Beziehung steht) wird für einen Epiphyten von besonderer Bedeutung sein, sehen wir doch analoge Anpassungen z. B. bei Ephemeropsis und auch bei epiphytischen Lebermoosen auftreten[1]). Außerdem aber dürfte die Vielzelligkeit der Sporen auch mit der Wasserversorgung im Zusammenhang stehen. Bei den Laubmoosen sind die Sporen der Dicnemonaceen die einzigen, welche innerhalb der Sporogone keimen. Bei den Lebermoosen ist dasselbe bekannt von Pellia und Fegatella, Formen, welche feuchte Standorte bewohnen. Andererseits sehen wir, daß bei der Keimung von Frullania und Madotheca ganz ähnliche Zellkörper, aber außerhalb des Sporogons sich bilden, und ähnliches gilt für Andreaea. Dies führte[2]) zu der Annahme, daß es

---

1) Vgl. Goebel, Über epiphytische Farne und Muscineen. Ann. du jardin botanique de Buitenzorg VII.

2) Organographie, p. 344. Es ist bemerkenswert, daß auch bei Andreaea das heranwachsende Sporogon einen besonders ausgiebigen Schutz durch Perichätialblätter

sich bei diesem aus der Keimung der Sporen hervorgegangenen Zellkörper um einen Schutz gegen Austrocknung handle. Der Austrocknung werden auch die Sporen von Bryophyten, welche feuchte Standorte bewohnen, zeitweilig ausgesetzt sein und gerade sie sind für Austrocknung empfindlicher, als Bewohner trockener Standorte. Das macht, wie mir scheint einigermaßen verständlich, daß dasselbe Verhalten bei Bewohnern feuchter und zeitweilig trockener Standorte wiederkehren und für die Erhaltung der Keimlinge von Bedeutung sein kann. Der Sporenzellkörper von Dicnemon hat ja nicht nur andere Reservestoffe wie Eiweiß, Fett usw. in größerer Menge zur Verfügung als eine einzellige Spore, sondern auch Wasser. Er wird also auch zeitweilige Austrocknung unter sonst gleichen Umständen länger vertragen können, und bei Eintritt günstiger Bedingungen rasch keimen, wobei seine Moosknospen zugleich im Gewirr von Protonemafäden geschützt sind.

Was die Bedingungen der Keimung innerhalb der Kapseln anbelangt, so werden sie vor allem darin bestehen, daß eine stetige Weiterentwicklung der Kapseln und die Zufuhr von Nährmaterialien zu ihnen gesichert ist. Dies wird bei Bewohnern feuchter Standorte leichter der Fall sein, als bei xerophilen Formen. Dicnemon aber wurde oben zu schildern versucht als ein Moos, das in einer Gegend epiphytisch lebt, wo reichliche Niederschläge während eines großen Teiles der Vegetationsperiode eintreten (während deren die Kapselentwicklung wohl vor sich geht), aber auch Trockenperioden vorkommen, gegen welche die Pflanze geschützt sein muß, zumal im Beginn ihrer Entwicklung, der schon innerhalb der Sporogone erfolgt.

Die Verbreitung der Sporen geht bei Dicnemon wahrscheinlich ebenso wie bei Pellia und Fegatella außer durch Luftströmungen durch Wasser vor sich, wodurch die Sporen weiter geschwemmt werden, doch kann dies naturgemäß nur für die Nahverbreitung nicht für die in die Ferne in Betracht kommen.

Für die Dicnemonacee Mesotus gibt Brotherus (a. a. O., pag. 338) dimorphe Sporen an. Es sollen nämlich rostfarbene kleine und grüne sehr große vorhanden sein. Da nun dimorphe Sporen, seitdem die „Mikrosporen" von Sphagnum als Pilzbildungen erkannt sind, nur bei Cleistostoma ambigua (wo die Frage sehr untersuchungsbedürftig ist)

---

erfährt. Bei den Dicnemonaceen ist dieser allerdings noch stärker; es entspricht dies meiner Auffassung, daß wir es bei ihnen mit einem ursprünglich hygrophilen, aber zeitweiligen Trockenperioden angepaßten Moose zu tun haben. Alle uns auffälligen Anpassungen zeigen aber, daß die innere Struktur der betreffenden Pflanze eigentlich den äußeren Bedingungen unvollständig angepaßt ist.

angegeben werden, schien mir der Dimorphismus bei Mesotus sehr zweifelhaft. Er ist auch in Wirklichkeit nicht vorhanden. Die Brotherusschen kleinen Sporen sind keine Sporen, sondern dunkelgefärbte Hautfetzen, wie man sie auf und zwischen den Sporen antrifft, abgelöst können sie wie kleine dunkle Zellen aussehen. Wohl aber sind die Sporen, die im wesentlichen alle gleich organisiert sind, von sehr verschiedener Größe und Zellenzahl und sehr wechselnder Gestalt (vgl. Fig. 40). Manche sind aus vielen Zellen bestehende Körper, andere nur wenigzellig, letztere zeigen dann vielfach noch ein besonderes dunkelkörniges Epispor, das bei den größeren Sporen offenbar durch Dehnung verschwunden ist. Ein Dimorphismus der Sporen existiert also nicht, sondern nur eine verschiedene Größenentwicklung. Die Keimung stimmt, soweit ich sie verfolgen konnte, mit der von Dicnamon überein, jedenfalls entstehen zahlreiche Protenomafäden aus dem Sporenkörper.

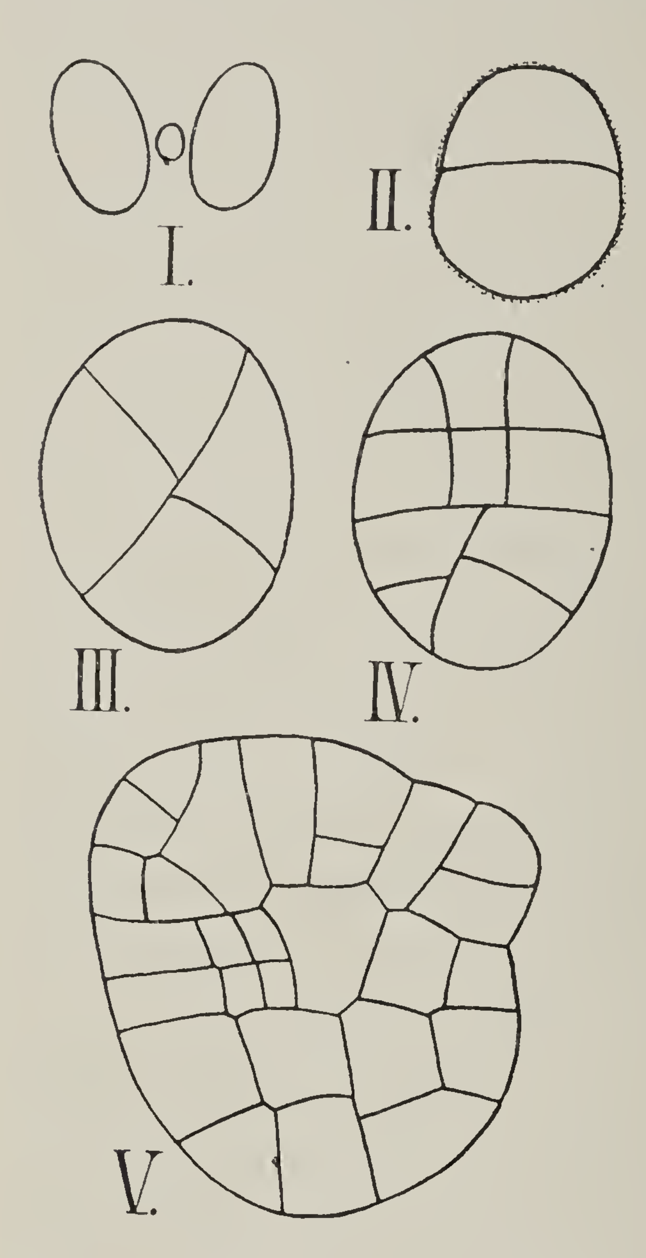


Fig. 40. Mesotus celatus (gesammelt am Diamond-Lake Neuseeland). I. Die Sporenkörper bei schwacher Vergrößerung, um ihre verschiedene Größe zu zeigen. II.—V. Sporen verschiedener Entwicklung aus einer und derselben Kapsel (stark vergr.).

3. Leptostomum.

Von dieser durch R. Brown aufgestellten[1]) Gattung sammelte ich zwei Arten, L. flexipile und L. gracile in Neuseeland, erstere auch in Viktoria.

Das morphologische Interesse, welches sich an diese Gattung knüpft, liegt im Bau des Peristoms („peristomium simplex, membranaceum, annulare, planum, indivisum, e membrana interiori ortum") [2]).

Fleischer[3]) ist neuerdings der Ansicht, daß das Peristom „welches gewisse Analogien mit den Buxbaumiaceen hat, vielleicht eins der Übergangsstadien von den Nematodontei zu den Arthrodontei bildet".

1) Collected Works I. 352, II. 351.

2) R. Brown, a. a. O.

3) R. Fleischer, Die Musci der Flora von Buitenzorg, Bd. II, pag. 513 (Leiden 1902—1904).

Für die von mir untersuchte Art trifft diese Auffassung nicht zu. Hier ist das Peristom eine oben in kurze Zähne zerschlitzte Haut, welche aus Membranstücken besteht (hie und da mögen auch einzelne ganze Zellen vorhanden sein), ganz ebenso wie das bei dem inneren Peristom der Mniaceen in seinem unteren Teile der Fall ist, nur eben in sehr viel geringerer Ausbildung. Mit dem innern Peristom von Buxbaumia besteht nur eine ganz äußerliche Habitusähnlichkeit. Das Buxbaumiaceenperistom ist entwicklungsgeschichtlich, wie früher gezeigt, ein sehr charakteristisches Gebilde, und in dieser Beziehung auch von dem Mniaceenperistom, sowie dem von Leptostomum verschieden, das

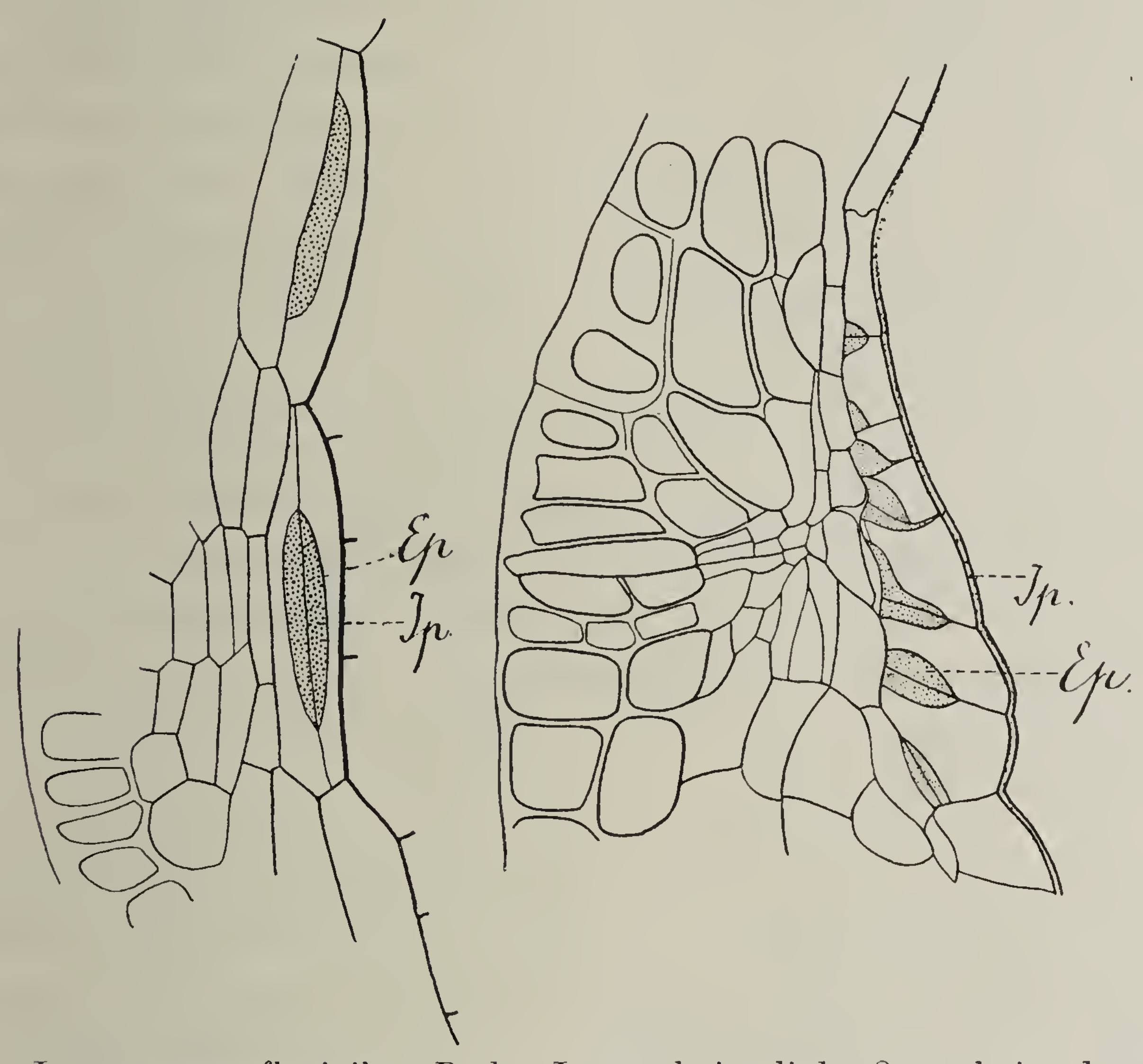


Fig. 41. Leptostomum flexipile. Rechts Längsschnitt, links Querschnitt durch den äußeren Kapselteil. *Ep* äußeres, *Jp* inneres Peristom.

Leptostomumperistom entspricht entwicklungsgeschichtlich einem schwach ausgebildeten inneren Peristom von Mnium. Das dürfte aus den Abgildungen Fig. 41 hervorgehen, links ist ein Querschnitt, rechts ein Längsschnitt abgebildet. Es geht daraus hervor, daß sogar ein äußeres Peristom angelegt ist (*Ep*), aber es kommt nicht zur Ausgestaltung wirklicher Zähne, da nur einzelne Stücke der Längswände verdickt sind, und auch dies nur im unteren Teile des Deckels. Diese verdickten Wandteile erscheinen dann später als stärker hervortretende Querleisten der Peristomhaut.

Charakteristisch ist der Bau des flachen, sehr kleinen Deckels. Er besteht aus Zellen mit stark verdickten Wänden, während die der Kapselwand viel weniger verdickt sind. Ein Annulus mit schleimführenden Zellen konnte nicht nachgewiesen werden. Die Abbruchstelle ist zwar vorgebildet, aber die beim Austrocknen eintretenden Spannungsdifferenzen genügen offenbar, um eine Loslösung herbeizuführen.

Daß ein Moos mit so großen stattlichen Kapseln ein so wenig entwickeltes, bei der Sporenaussaat kaum in Betracht kommendes Peristom besitzt, ist gewiß auffallend, denn sonst sehen wir wenig oder gar nicht entwickelte Peristome nur bei Moosen mit kleinen Kapseln, oder bei großfrüchtigen dann, wenn wie bei Lyellia durch die Ausbildung der Columella gewissermaßen Ersatz für das fehlende Peristom geschaffen wird. Es sei bemerkt, daß die „Kapsel" etwa 7 mm lang ist. Davon fallen aber 3 mm auf die unmerklich in die Kapsel übergehende, zahlreiche normale Spaltöffnungen tragende Apophyse. Der Deckel ist nur etwa $^1/_3$ mm lang und sitzt an einer Stelle, wo die Kapsel schon verschmälert ist. Die Peristomhaut verengert die Mündung der Kapsel noch mehr. Da mir nur noch nicht ganz ausgereifte Kapseln von Leptostomum zur Verfügung standen, vermag ich über die Art der Sporenaussaat nichts zu berichten[1]), vielleicht genügt die soeben erwähnte Verengerung der Kapselmündung, um eine allmähliche Sporenaussaat zu ermöglichen. Der verhältnismäßig sehr dünne und lange Stiel wird bedingen, daß die Kapseln leicht erschüttert werden und so die Sporen verbreitet werden können.

Man kann Leptostomum wegen seines Peristombaus entweder als einen primitiven, auf einer niederen Organisationsstufe stehen gebliebenen oder — wohl richtiger — als einen reduzierten Typus betrachten. Darüber ließe sich ja eine lange Diskussion eröffnen, wie immer bei Fragen, die nur vermutungsweise zu entscheiden sind. Indes würde bei einer solchen Diskussion kaum etwas herauskommen, weshalb ich hier auch nicht darauf eingehen möchte.

B. Bilaterale und dorsiventrale Formen.

In der „Organographie" (I, p. 54, p. 56, II, p. 357) war ich bestrebt, einen Überblick zu geben über das Zustandekommen bilateraler

1) Eine entwickelte oben verbreiterte Columella fand sich in der Kapsel vor, aber es war aus dem angegebenen Grunde nicht möglich festzustellen, ob sie bei der Sporenaussaat beteiligt ist.

und dorsiventraler Ausbildung bei den Laubmoosen. Es wurde versucht nachzuweisen, daß diese Formen aus radiären hervorgegangen sind und daß es sich handelt um Moose, welche schwacher, einseitig einfallender Beleuchtung angepaßt sind und ihre Assimilationsorgane annähernd in eine Ebene stellen. Das kann zustandekommen durch Änderung der Blattstellung, indem statt drei Reihen nur zwei gebildet werden, Verschiebung der Blattinsertionen (so bei Schistostega) oder durch Wachstumserscheinungen der Blätter selbst (Drepanophyllum a. a. O. Fig. 244, VI). In Australien und Neuseeland ist die Zahl derartiger Moose größer als bei uns, und ihre Organbildung vielfach eine auffallendere, ich brauche nur zu erinnern an die schönen Hypopterygien und Hookerien, an das prachtvolle Cyathophorum, das auch a. a. O. schon besprochen und abgebildet wurde, an die sonderbaren Rhizogonien und andere. Es schien erwünscht, diese Formen etwas genauer zu untersuchen, als dies früher, wo nur ausgetrocknetes Material zur Verfügung stand, geschehen konnte.

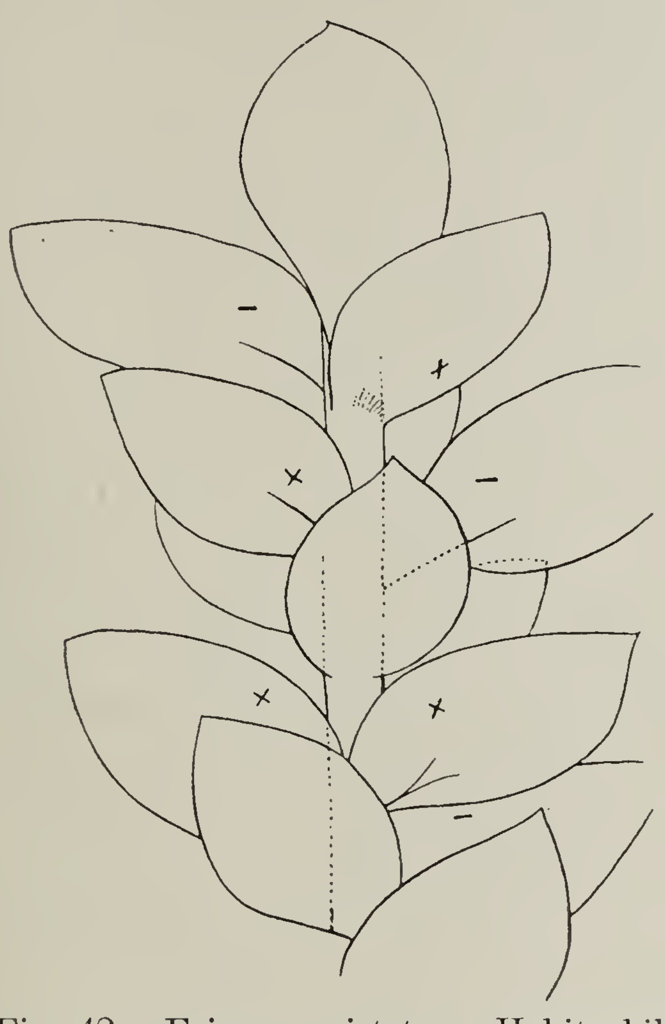


Fig. 42. Eriopus cristatus. Habitusbild eines Sproßstückes, mit + sind die Blätter bezeichnet, welche ihre größere, mit — die, welche ihre kleinere Hälfte nach oben kehren.

Znnächst sei erwähnt, daß die a. a. O. ausgesprochene Ansicht sich bestätigte, ich fand solche dorsiventralen und bilateralen Formen, z. B. die Hookerien, Cyathophorum u. a., an besonders schattigen Standorten; so in schattigen Schluchten, auf den Stämmen von Baumfarnen etc.

Als Eigentümlichkeiten der Organbildung fallen — von der Verzweigung abgesehen — namentlich die Anisophyllie und die Asymmetrie bestimmter Blätter bei vielen hierhergehörigen Moosen auf. Es fragt sich, womit das im Zusammenhang steht. Ich gelange zu der Ansicht, daß zwei Fälle zu unterscheiden sind, und daß die Asymmetrie der Blätter bedingt sein kann entweder durch das Verhalten der Sproßachse, oder durch das der Blätter selbst. Im ersteren Falle ist der Teil des Blattes, welcher auf der geförderten Seite der Sproßachse steht der geförderte. Sproßachsen, bei denen der nach oben gekehrte Teil der

geförderte ist, mögen als epitrophe bezeichnet werden, solche, bei denen die Flanken gefördert sind, als pleurotrophe, die mit geförderter Unterseite als hypotrophe.

Außer der Blattgestaltung zeigen einige Formen noch andere erwähnenswerte Eigentümlichkeiten.

4. Eriopus.

In der „Organographie" (p. 377) wurde von einer in Java gesammelten Eriopusart ein merkwürdiges, bisher bei den Moosen ganz unbekanntes Verhalten der Sporogonien angeführt. Einmal zeigte sich, daß der Stiel zur Wasseraufnahme eingerichtet ist, indem er mit Papillen besetzt ist, welche Wasser festhalten. Viel sonderbarer aber ist, daß die Sporogonien hier normal bewurzelt sind, sie besitzen Rhizoiden: „die Rhizoiden finden sich da, wo das Sporogon der (meist kragenförmig verdickten) Vaginula aufsitzt. Sie entstehen durch Auswachsen der oberflächlichen Zellen, es sind Zellreihen, mit teils schiefen, teils geraden Wänden, die ein dichtes Geflecht bilden und teilweise auch außen an der Vaginula herunterwachsen. Außerdem dringen Rhizoiden aber auch in die Vaginula von oben her ein, sie legen sich dem aus großen inhaltreichen Zellen bestehenden Fuß des Sporogons an." Abbildungen wurden nicht gegeben, und so ist es nicht zu verwundern, daß die Angaben über Eriopus, wie mir bekannt wurde, teilweise bezweifelt wurden. Steht doch ein normal bewurzeltes Sporogon unter den Moosen ganz fremdartig und vereinzelt da. Es fragt sich auch, ob die für den javanischen Eriopus geschilderte Eigentümlichkeit innerhalb der Gattung isoliert steht, oder ob es sich um eine Eigenschaft der Sporogone aller Eriopusarten handle. Es war mir deshalb erwünscht, eine andere, in Neuseeland gesammelte Art, den Eriopus cristatus untersuchen zu können. Diese Art hat ihren Namen von der Beschaffenheit der Calyptra, die mit einer „gewimperten" Basis versehen ist. Indes ist die Calyptra nicht nur an der Basis mit eigenartigen Auswüchsen (langen einzelligen „Haaren") versehen. Untersucht man ein befruchtetes Archegonium, so erscheint die Calyptra mit großen Papillen besetzt (Fig. 40), welche ich auch hier als Organe für Wasseraufnahme betrachte. Obwohl Eriopus in schattigen, feuchten Wäldern wächst, ist das Moos doch — aus denselben Gründen wie andere hygrophile Moose[1]) — für reichliche Wasseraufnahme eingerichtet.

1) Organographie, pag. 219.

Wie die Abbildung zeigt, treten die großen Papillen schon sehr früh auf. Die Zellen der Calyptra selbst sind langgestreckt, schmal und ziemlich dünnwandig, ein Zeichen dafür, daß lange andauernde Trockenperioden während der Sporogonreife nicht zu überstehen sind.

Ein älteres Stadium zeigt in der Umhüllung des Embryos eine deutliche Differenzierung, welche mit inneren Verschiedenheiten des Embryos im Zusammenhang steht. Annähernd in der Mitte der Hülle des Embryos ist eine kragenförmige Anschwellung, die obere Partie der Vaginula, welche die untere Grenze der Calyptra bezeichnet. Von ihr herab hängen eine Anzahl langer „Haare", dieselben, welche der Art ihren Namen eingetragen haben. Es sind dies sehr stark entwickelte Papillen der Calyptra, welche sich durch ihre von der der übrigen abweichende Richtung auszeichnen, sie sind nicht aufwärts (wie die viel kürzeren Papillen im oberen Teil der Calyptra), sondern abwärts gekehrt, und bilden dadurch einen lockeren Mantel um die „Vaginula", welcher nicht mit Papillen besetzt ist. Es wird auch hier demzufolge Wasser festgehalten werden können. Jedenfalls scheint mir, daß die Anhangsgebilde der Calyptra vorzugsweise vor dem Abheben derselben durch den Embryo von Bedeutung sind. In der Region, wo später die Vaginula und der untere Teil der Calyptra sich trennen, befindet sich zu dieser Zeit ein ringsherumgehender, wie es scheint

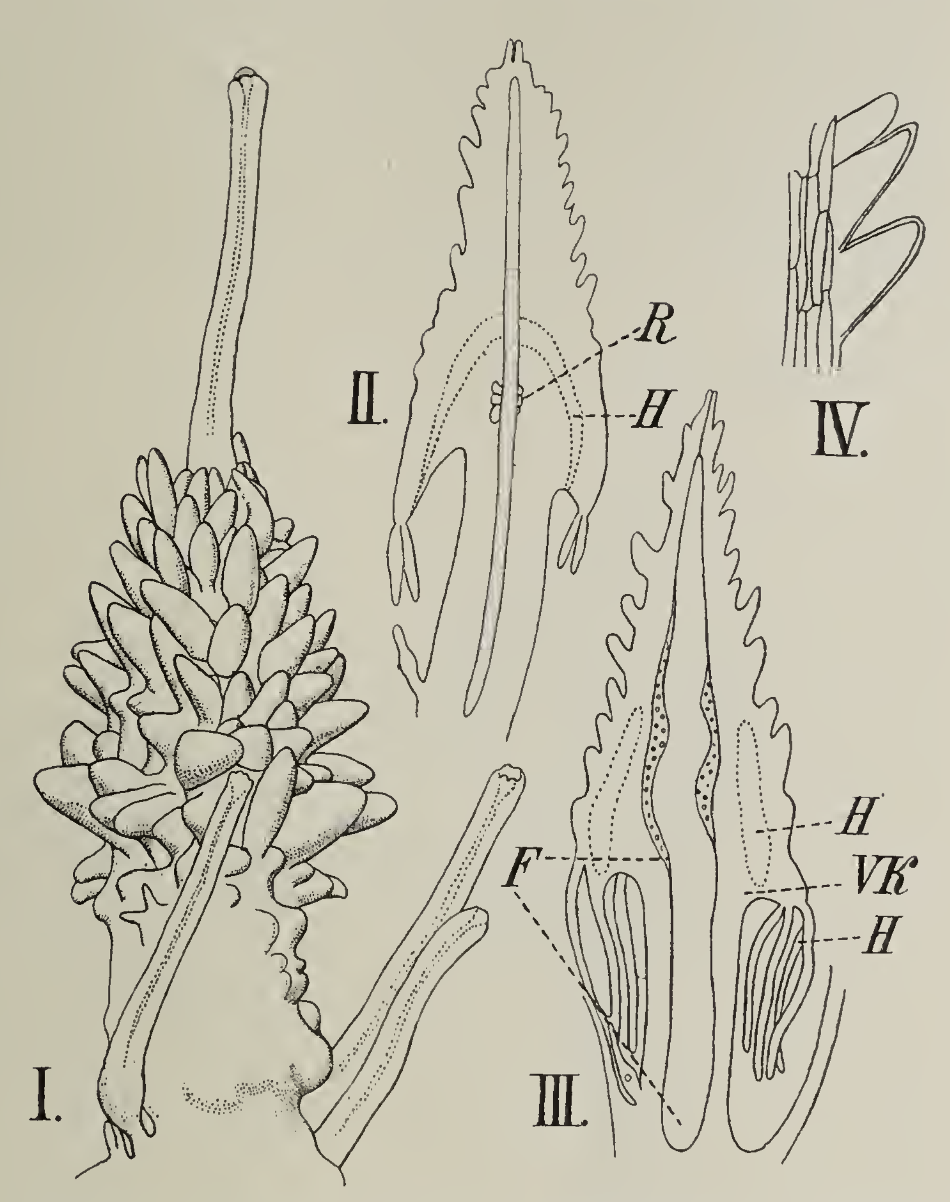


Fig. 43. Eriopus cristatus. I. Befruchtetes Archegonium von außen, es ist mit breiten Papillen bedeckt (70fach vergrößert). II. (schwächer vergr.) Längsschnitt eines älteren Stadiums; der Embryo ist noch gerade, aber bei *R* haben sich Rhizoiden entwickelt. III. Älteres Stadium (schwächer vergr. als II.) *H* lange „Haare" an der Basis der Calyptra, *H* (punktiert) Hohlraum (Trennungsstelle für die Ablösung der Calyptra, *Vk* zukünftiger Vaginularkragen. IV. (stärker vergr.) Längsschnitt durch den oberen Teil der Calyptra, *F* Fuß des Embryos.

durch Auflösen von Zellwänden entstandener Hohlraum (*H* Fig. 42, III), welcher die Abtrennung der Calyptra erleichtert, an deren Basis die nach abwärts gerichteten Borsten sich dann befinden. Was die beiden so getrennten Teile der Hülle des Embryos (man kann sie mit Hy Epigon nennen) betrifft, so habe ich jüngere Stadien nicht untersuchen können, aber es entspricht offenbar der obere Teil, die Calyptra hier dem herangewachsenen Archegonienbauchteil, der untere ist durch Einbohren des Embryos in den „Archegonienstiel" zustande gekommen, nur sehr wenig dringt der Fuß des Embryos in die Sproßachse, welche die Archegonien trägt, ein. Die Vaginula ist also oben mit einem ringförmigen Kragen versehen, der als Vaginularkragen bezeichnet sei.

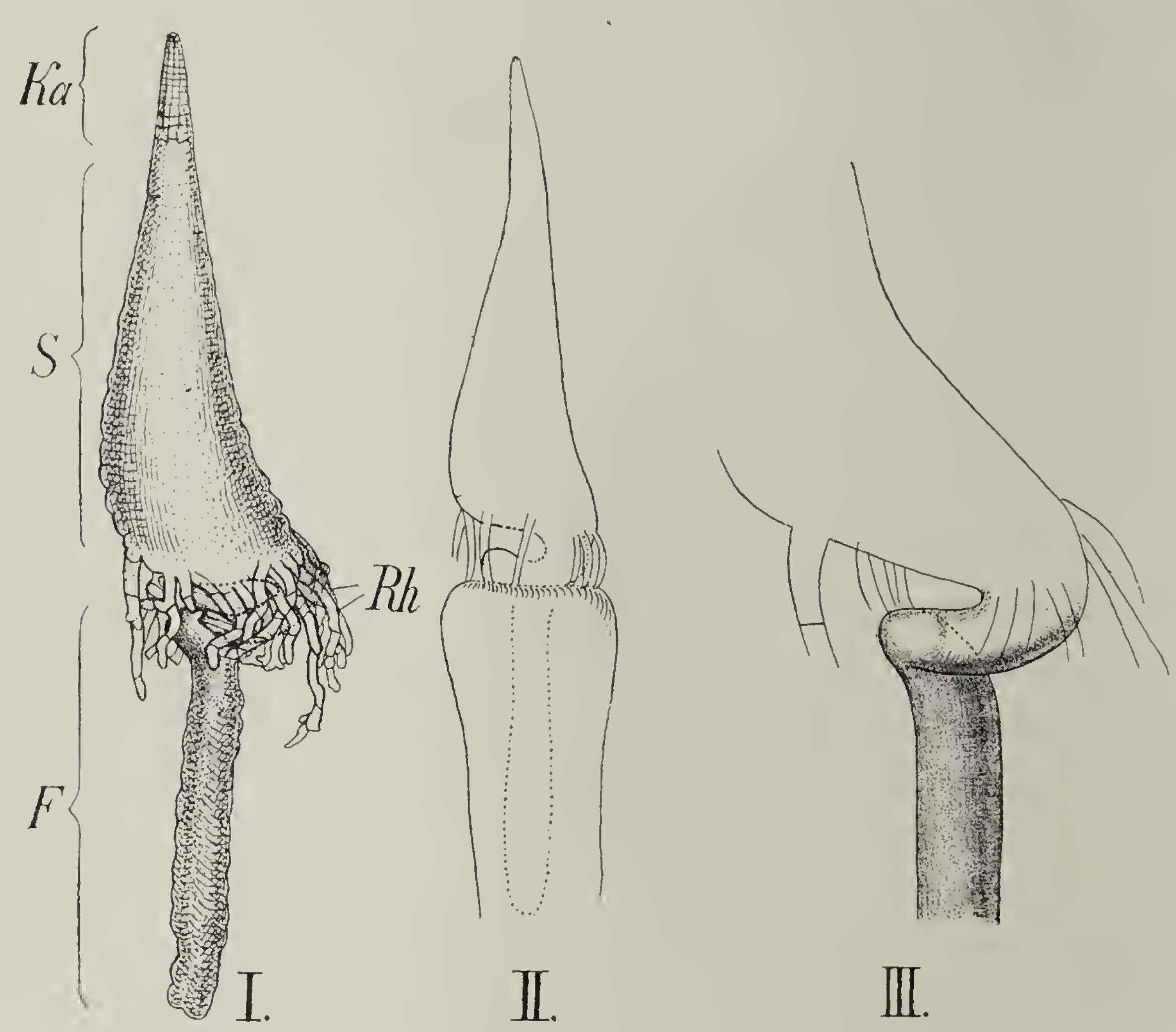


Fig. 43 bis. Eriopus cristatus. Freipräparierte Embryonen (II. steckt mit dem Fuße noch in der Vaginula). *Ka* Kapselteil, *S* Seta (Stiel), an deren Basis die Rhizoiden *Rh* sich entwickeln, *F* Fuß.

Der Embryo selbst zeigt schon frühzeitig merkwürdige, in der Moosreihe bis jetzt vereinzelt dastehende Gestaltungsvorgänge.

Ausgegangen sei von der Betrachtung eines aus dem Epigon freipräparierten Embryos, wie er in Fig. 43 bis I gezeichnet ist[1]). Man

1) Es sei dazu bemerkt, daß die abgebildeten jüngeren Stadien von Pflanzen stammen, welche auch reife Sporogone trugen. Es wäre deshalb möglich, daß die ersteren zurückgebliebene Stadien darstellen, die sich vielleicht nicht weiter entwickelt hätten. Indes dürfte daraus sich kaum ein wesentlicher Fehler in der Beurteilung der Entwicklungsgeschichte ergeben.

glaubt hier zunächst wohl einen ziemlich alten Embryo vor sich zu haben, dessen Seta durch *F* dargestellt wäre, während der darüber liegende Teil die Kapsel repräsentieren würde. Allein in Wirklichkeit ist *F* das hier sehr lange, in der Vaginula steckende Saugorgan des Embryo. Es ist aus sehr charakteristischen Zellen aufgebaut, welche sich durch große Kerne und dichtes, bei Alkoholmaterial feinkörnig erscheinendes Protoplasma auszeichnen. Die „Seta" (*S*) aber besteht aus drei Teilen: 1. einem unteren, welcher nicht gerade, sondern gewunden ist (in der Abbildung teilweise punktiert, vgl. dazu Fig. 43, III). Seine Zellen sind in späteren Lebensstadien durch dunkelbraun gefärbte Wände ausgezeichnet (sind aber nicht abgestorben, sondern führen Protoplasma); 2. einem mittleren, an der Basis stark angeschwollenen. Aus dieser Basis entwickeln sich schon, während der Embryo im „Epigon" eingeschlossen ist, zahlreiche gegliederte Rhizoiden, auf deren Verlauf und Funktion unten zurückzukommen sein wird; 3. einem oberen, nach oben hin sich verjüngenden, welcher in die jetzt noch sehr wenig entwickelte Kapselanlage *Ka* übergeht. In dem jüngeren in Fig. 43 III abgebildeten Embryo sieht man die Krümmung der Seta und die Rhizoiden schon angedeutet. Diese Rhizoiden dringen teils zwischen die Zellen des Vaginularkragens ein, teils wachsen sie zwischen der Vaginula und dem „Fuß" des Embryos hinab (Fig. 44). Bei E. remotifolius wachsen sie auch außen an der Vaginula herunter, was bei E. cristatus nicht beobachtet wurde. Es mag das vielleicht damit zusammenhängen, daß der Vaginularkragen bei E. cristatus breiter ist, als bei E. remotifolius. Es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, daß diese Rhizoiden dem Transport von Nährmaterialien in die Seta dienen, und diese teils den Zellen des Fußes, teils denen der Vaginula entnehmen. Dieser Transport kann hier offenbar infolge der Krümmung des unteren Setateiles und seines kleinbleibenden Durchmessers, vielleicht auch infolge der Beschaffenheit seiner Zellwände weniger leicht vor sich gehen, als bei

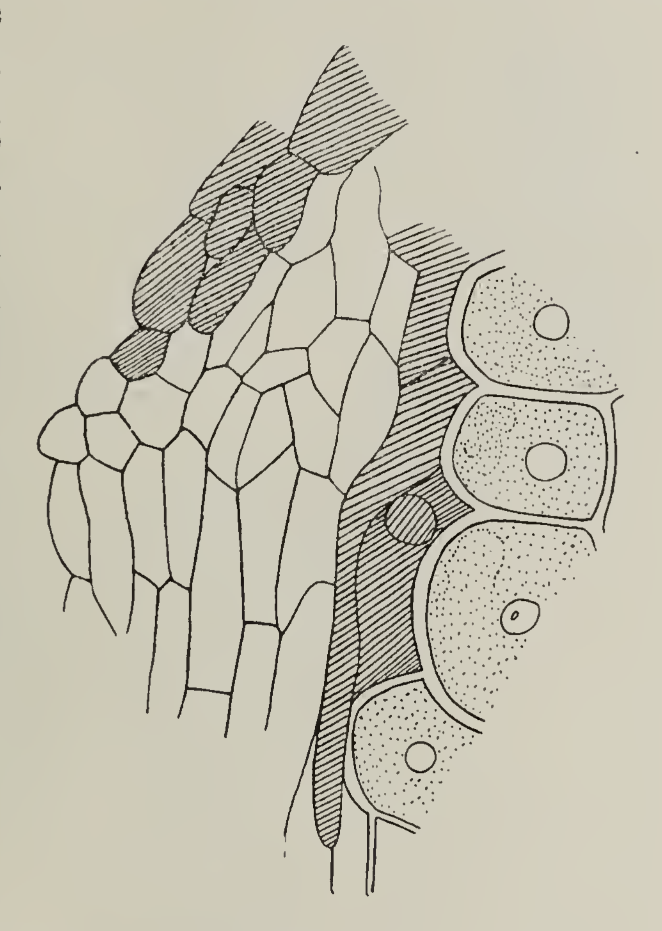


Fig. 44. Längsschnitt durch die Vaginula und den äußeren Teil des Fußes (letzterer leicht kenntlich an den großen Zellen, deren Protoplasmainhalt durch Punktierung angedeutet ist) von Eriopus cristatus, die Rhizoiden schraffiert.

anderen Moosen. Es ist, als ob man künstlich eine Einschnürung an dieser Stelle angebracht hätte. Diese „Einschnürung“ dürfte einerseits die Anschwellung des mittleren Setateiles veranlaßt haben, indem auch der Bewegung von außen (von der Calyptra her) kommender Assimilate nach unten hin ein Widerstand entgegengesetzt wird. Das ist natürlich nur ein Bild, welches über das Zustandekommen der Krümmung nichts aussagt. Man könnte sich dieses dadurch zustande gekommen denken, daß man annimmt, der Embryo verlängere sich rascher als das Epigon, er biege sich deshalb an der Stelle, wo das Epigon ihn am wenigsten fest umhüllt, und diese Biegung bedinge dann die weiteren Erscheinungen. Zunächst also scheint es sich um eine interne Anpassung,

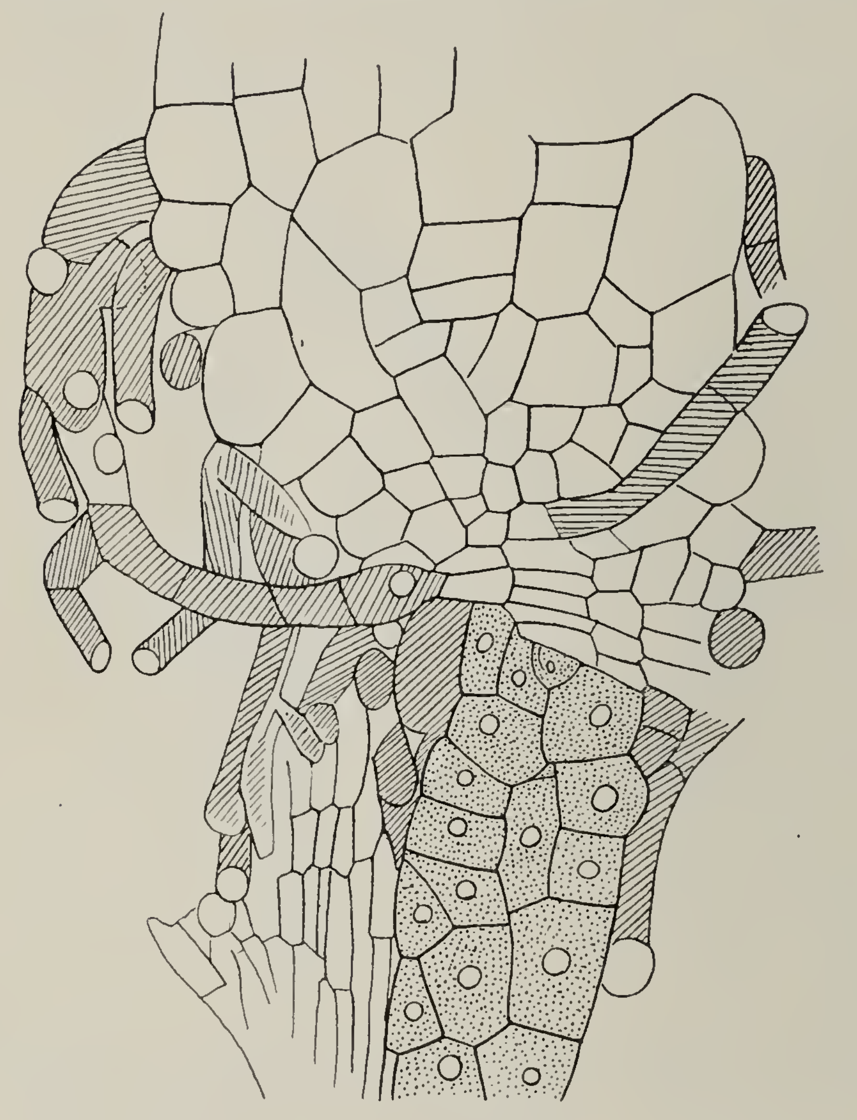


Fig. 45.

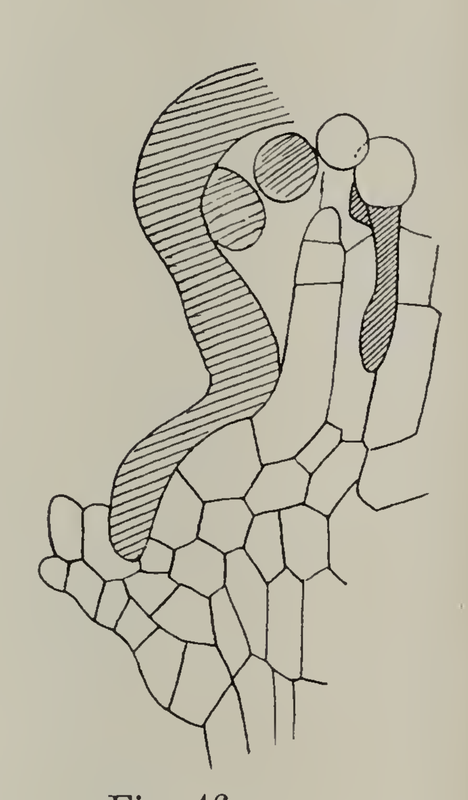


Fig. 46.

Fig. 45 und 46. Eriopus cristatus. Ähnliche Stadien wie Fig. 44. Fig. 45 stellt einen nicht medianen Längsschnitt dar. Die Rhizoiden sind schraffiert, der „Fuß“ in Fig. 45 punktiert.

gewissermaßen eine Verbesserung eines an sich unzweckmäßigen Gestaltungsverhältnisses zu handeln. An einen äußeren Vorteil könnte man insofern denken, als durch die Verstärkung der Leitungsbahnen zwischen Fuß und Seta vielleicht eine raschere Entwicklung des Sporogons beim Eintreten günstiger Außenbedingungen ermöglicht wird. Jedenfalls aber ist die Tatsache von erheblichem Interesse, daß an der Seta eines Moosembryos ohne irgendwelche äußere Eingriffe oder Verletzungen Rhizoiden von nicht unbeträchtlicher Länge auftreten können,

welche in ihrem Baue denen der geschlechtlichen Generation gleichen. Das einzige Vergleichsobjekt, das hier zu nennen wäre, findet sich am „Fuß“ des Sporogons der Buxbaumiaceen. Wie früher von mir gezeigt wurde, hat der „Fuß“ von Diphyscium Haustorien, die gleichfalls den Rhizoiden gleichen. Eriopus zeigt, daß unter bestimmten Umständen auch die Zellen der Seta zu Rhizoiden auswachsen können, und es ist dies eine Erscheinung, welche offenbar nicht auf die zwei bis jetzt daraufhin untersuchten Eriopusarten (E. remotifolius und E. cristatus) beschränkt ist, sondern höchst wahrscheinlich allen Arten der Gattung zukommt.

In beiden Fällen haben wir es meiner Meinung nach mit einem Anpassungscharakter zu tun, der nicht geeignet ist, phylogenetischen Spekulationen als Grundlage zu dienen. Zu solchen könnte der Wunsch veranlassen, bei den Moossporogonien ähnliche Einrichtungen zur Anbahnung einer selbständigen Lebensweise zu finden, wie wir sie bei den Embryonen resp. Keimpflanzen der Pteridophyten kennen. Auch bei diesen könnte man ja daran denken, die Wurzeln als weiter entwickelte Haustorien zu betrachten, sie also als mit dem „Fuß“ der Farnembryonen homolog zu betrachten. Aber zunächst dürfte damit nicht viel gewonnen sein. Allerdings ließe sich die Entstehung einer Wurzelhaube schließlich in ähnlicher Weise verständlich machen, wie die der Haube an der in den Boden eindringenden Beuteln von Acrobolbus, welche unten geschildert werden sollen, aber es fehlt doch an wirklichen Grundlagen für die Durchführung eines solchen Vergleiches. Bei den Laubmoosen aber ist von Interesse, daß, wo eine „Wurzel“bildung am Sporophyten sich einstellt, diese in derselben Weise erfolgt, wie am Gametophyten.

Die Gestaltung der letzteren stimmt im wesentlichen überein mit der früher von mir für Eriopus remotifolius kurz geschilderten[1]). Wie bei diesem sind die auf der Ober- und die auf der Unterseite stehenden Blätter kleiner als die seitlichen. Es spricht sich darin eine Förderung der Flanken des Stämmchens aus, welche auch darin zutage tritt, daß die Seitensprosse, wo solche überhaupt auftreten, gleichfalls flankenständig sind; die beblätterten Stämmchen sind stark abgeflacht, wie dies auch bei Pterygophyllum, mit welchem Eriopus sehr nahe verwandt ist, der Fall ist.

Auch hier ist die Blattsymmetrie von Interesse. Die auf der Mittellinie des Stämmchens stehenden Blätter sind annähernd symmetrisch, die seitlichen asymmetrisch. Von oben betrachtet kehren die oberen Blätter ihre Oberseite, die untern ihre Unterseite nach oben. Bei den

1) Organographie, pag. 357.

ersteren ist die nach oben gekehrte, bei letzteren die nach unten gekehrte Hälfte die größere, erstere sind in der Abbildung Fig. 42 mit + letztere mit — bezeichnet. An einen Zusammenhang der Blattasymmetrie mit der Blattspirale ist nicht zu denken. Vielmehr sind die geförderten Seiten immer dem Medianschnitt des Sprosses zugekekrt. ganz wie bei den größeren Blättern von Cyathophorum. Dort soll das Zustandekommen der Asymmetrie näher erläutert werden.

5. Pterygophyllum.

Pterygophyllum-(Hookeria-)Arten sind in den schattigen Wäldern Neuseelands häufig. Zwei derselben kultiviere ich seit Jahren auch lebend, sie haben sich als ein sehr geeignetes Material für experimental-morphologischen Untersuchungen erwiesen, bezüglich deren ich auf eine in Aussicht stehende Veröffentlichung von Fräulein Westerdyck verweise. Die Bestimmung im sterilen Zustand ist nicht leicht, zumal mir nur wenig Vergleichsmaterial zur Verfügung stand, die Artbezeichnung im Folgenden ist deshalb eine unsichere.

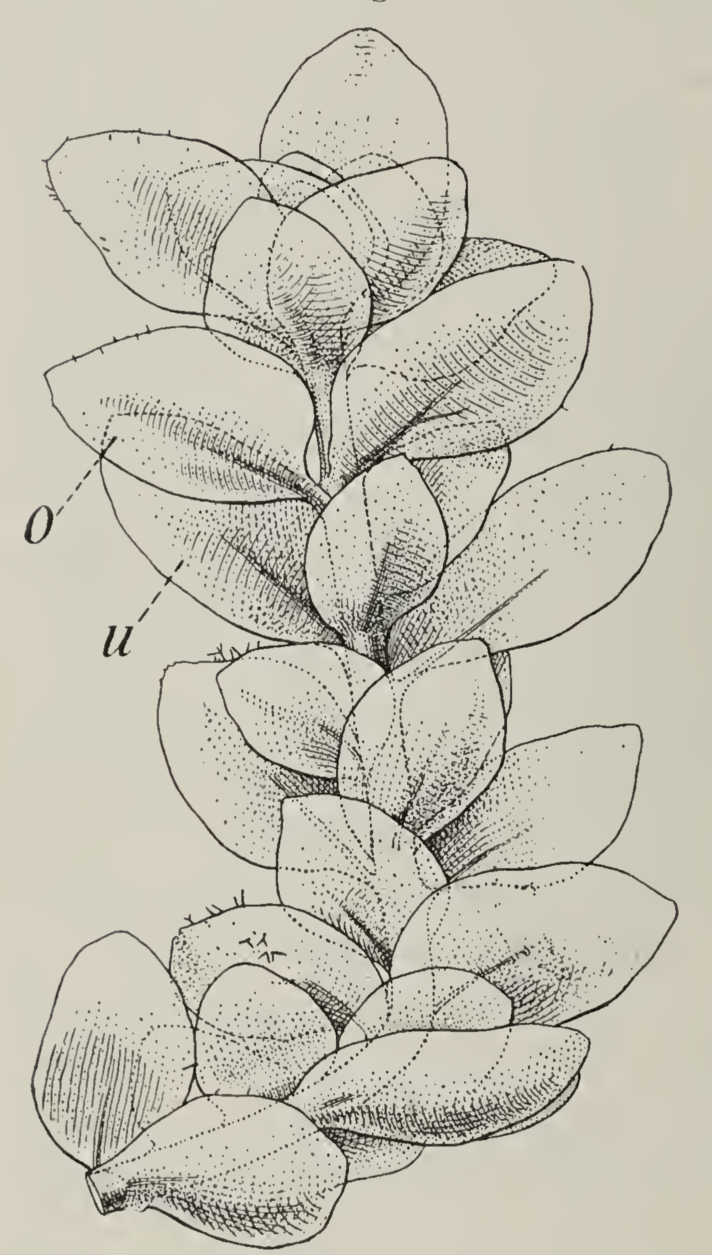


Fig. 47. Pterygophyllum (Hookeria) quadrifarium. Habitusbild, 5fach vergr.

Die Beblätterung der untersuchten Arten, speziell von Pter. quadrifarium stimmt, im wesentlichen mit der von Eriopus oben erwähnten überein (Fig. 47) Macht man einen Querschnitt durch die etwas nach unten gebogene stark abgeflachte Stammknospe, so liegen in den obersten Schnitten die Blätter in zwei annähernd parallelen Gruppen, von denen eine der Ober-, eine der Unterseite angehört.

Fig. 48 gibt einen (absichtlich ziemlich dick gemachten) Schnitt, welcher die Scheitelregion enthält. Man sieht, daß sehr frühzeitig schon der Vorgang beginnt, durch welchen die radiär (mit einer Divergenz von etwa $^3/_8$) gestellten Blätter annähernd in eine Ebene verschoben

werden, die Verschiebungsrichtung ist durch Pfeile angedeutet. Die auf der Ober- und Unterseite des Stämmchens in der Mittellinie stehenden Blätter werden entweder gar nicht oder doch nur wenig verschoben, so daß sie dann schief zur Längsachse des Stämmchens gestellt sind, während die auf den Flanken stehenden Blätter so verschoben werden, daß der größere Teil ihrer Blattflächen parallel der Längsachse des Stämmchens gestellt wird. Manche Hookerien sind so flach, daß ich mich im Walde nur bei genauerer Betrachtung davon überzeugen konnte, daß ich nicht, wie ich anfangs geglaubt hatte, ein thalloses Lebermoos vor mir hatte. Daß biologisch diese flachen Laubmoosstämmchen (die auch nur in der Abflachungsebene verzweigt sind) einem thallosen Lebermoos mit mehrschichtigem chlorophylhaltigen Thallus entsprechen, ist ja ohnedies klar, bei den dorsicentralen Lebermoosen, welche ihre Seitenblätter horizontal (oder annähernd horizontal) stellen, ist ein Form (Cephalozia resp. Pteropsiella frondiformis[1]) ja auch äußerlich in den vegetativen Organen als thalloses Lebermoos ausgebildet.

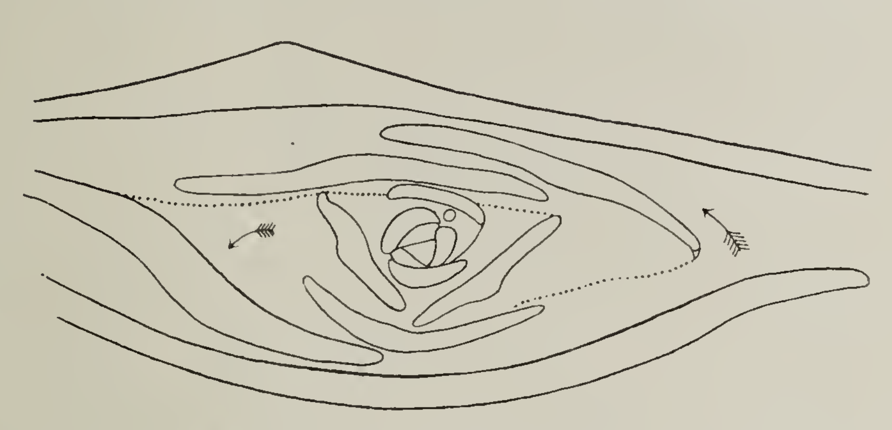


Fig. 48. Querschnitt durch den Stammscheitel von Pt. quadriforium.

Die Frage, inwieweit die Verschiebung der Blätter bei den Moosen direkt auf der Einwirkung äußerer Faktoren beruht, wurde früher[2]) dahin beantwortet, daß die untersuchten Arten sich verschieden verhalten. Bei Plagiochila asplenioides und Schistostega osmundacea zeigte sich, daß an Sprossen, welche in sehr geminderter Lichtintensität kultiviert wurden, die Verschiebung der Blätter ganz oder größtenteils unterblieb. Derartige Sprosse, welche positiv heliotropisch wuchsen, hatten also die im Vegetationspunkt vorhandene Blattstellung beibehalten. Für Pterygophyllum lucens hat Correns[3]) später ähnliche Angaben gemacht. Pt. quadifarium ist gegen die Einwirkung schwachen Lichtes wenig empfindlich. Erst nach längerer Kultur gelang es, einzelne isophylle kleinblätterige, aber tief dunkelgrüne Sprosse zu erziehen, ein Resultat, welches mit dem früher für Schistostega erhaltenen im wesentlichen

1) Goebel, Rudimentäre Lebermoose. Flora 1893, Bd. LXXVII, pag. 84 ff,
2) Organographie, pag. 201.
3) Untersuchungen etc. pag. 309.

übereinstimmt. Leichter gelang es bei andern „complanaten“ Laubmoosen Sprosse gewöhnlicher Beblätterung hervorzurufen. Darüber soll bei anderer Gelegenheit berichtet werden.

Die Bildung von Brutknospen war bisher — von einer unten anzuführenden gelegentlichen Beobachtung für Pt. lucens abgesehen — bei Pterygophyllum nicht bekannt. Bei den beiden hier kultivierten neuseeländischen Arten trat sie sehr zahlreich ein, und zwar auf den Blättern.

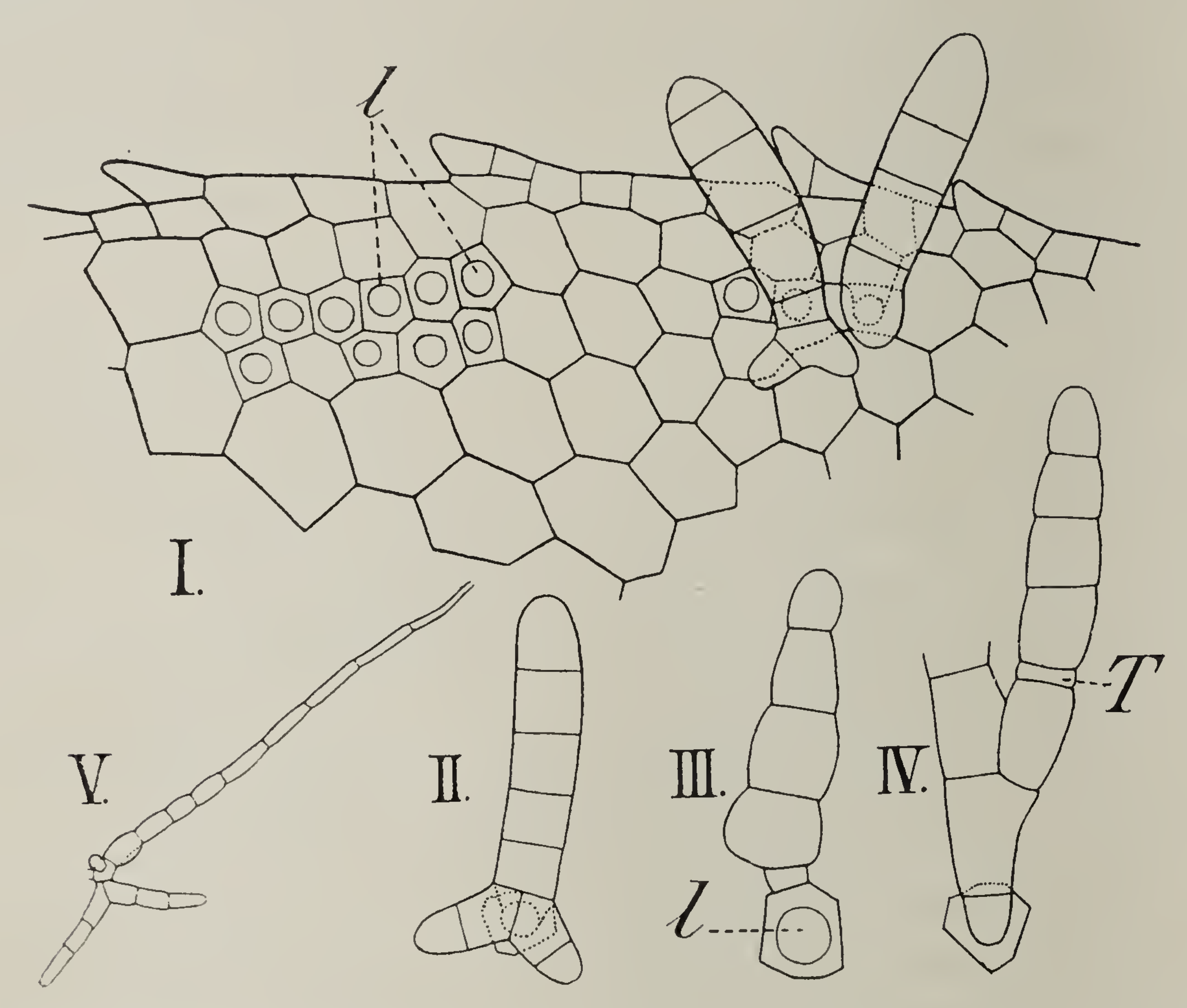


Fig. 49. Pterygophyllum quadrifarium. I. Blattstück nahe dem Rand von der Fläche. Die meisten Initialen haben ihre Brutknospen schon verloren (die Ansatzstelle ist mit *l* bezeichnet), zwei sitzen noch an. II. Etwas ältere Brutknospe. III. Initiale, welche, nachdem sie eine Brutknospe gebildet hatte (bei *l*), eine zweite produziert hat. IV. Aus einer Initiale entstandener Protonemafaden, welcher Brutknospen bildet, *T* Trennzelle der Brutknospe. V. Gekeimte Brutknospe. (Schwächer vergr.)

Die Brutknospen entstehen hier aus Initialen, welche meist gruppenweise nahe dem Blattrande liegen. Der typische Fall ist der, daß diese Initialen zu kurzen mit Reservestoffen gefüllten Zellreihen auswachsen (Fig. 49, I), die meist[1]) schon an dem Blatte sich verzweigen, indem aus der Basalzelle der Brutknospe zwei Äste auswachsen, welche dem Ganzen ein ankerähnliches Aussehen verleihen. Dies erinnert an

1) Nicht selten fallen die Brutknospen auch als einfache, unverzweigte Zellenreihen ab. Man kann wohl die Ankerbildung als den Beginn der Keimung betrachten, der schon an der festsitzenden Brutknospe auftreten kann.

die früher [1]) von mir beschriebenen Brutknospen von Ephemeropsis tjibodensis, nur sitzt hier der zweiarmige Anker dem Brutknospenkörper nicht unmittelbar auf, sondern einem aus der Brutknospenbasis entwickelten kurzen Aste (vgl. die Abbildungen a. a. O., Pl. IX, Fig. 95—97). Darauf sei hier kurz hingewiesen, weil Fleischer, welcher später Ephemeropsis mit Sporogonien auffand [2]), dieses merkwürdige Moos betrachtet als Vertreter einer eigenen, neuen Familie, „die mit den Hookeriaceen Fühlung hat in bezug auf das Sporogon inkl. Peristom". In der Brutknospenbildung tritt nun ein anderer Hookeriaceencharakter hervor; auch von Eriopus remotifolius, einer unzweifelhaften Hookeriacee, habe ich früher eine analoge Ankerbildung beschrieben [3]), während mir sonst von keinem anderen Laubmoos eine derartige Bildung bekannt ist. Wahrscheinlich wird sich herausstellen, daß man Ephemeropsis den Hookeriaceen in ähnlicher Weise anreihen kann, wie dies für Metzgeriopsis gegenüber der Lejeuniaceen der Fall ist: Ephemeropsis wie Metzgeriopsis sind Formen, welche das Jugendstadium lange Zeit beibehalten, aber wenn sie zur Bildung der Sexualorgane schreiten, die Gestaltung annehmen, welche bei verwandten Formen viel früher hervortritt. Daß bei Ephemeropsis die Brutknospen auf dem Protonema, bei Pterygophyllum dagegen auf den Blättern hervortreten, ist kein Grund gegen den oben gemachten Vergleich. Denn die Pterygophyllumbrutknospen sind auch nichts anderes, als blattbürtiges Protonema, gelegentlich (namentlich bei Feuchtkultur; aber vielfach trifft man solche Bildungen auch an denselben Blätten, welche sonst das „normale" Verhalten zeigen) treten auch verzweigte Protonemafäden auf, an denen einzelne Stücke sich durch kurze Trennzellen ablösen (Fig. 49, IV), während bei der „typischen" Entwicklung die Trennzelle unmittelbar der Initiale aufsitzt. Letztere kann mehrmals Brutknospen aus sich hervorsprossen lassen (Fig. 49, IV). Durchwachsungen, wie sie für Eriopus früher (a. a. O.) beschrieben wurden, habe ich hier aber nicht beobachtet.

Auf die biologische Bedeutung der Ankerbildung der Ephemeropsisbrutknospen wurde früher hingewiesen. Es zeigt sich jetzt, daß dabei nur eine Steigerung eines auch bei nicht epiphytisch lebenden Hookeriaceen sich findenden Verhaltens vorliegt.

Die Keimung der Brutknospen geht gewöhnlich in der Weise vor sich, daß die Enden zu Protonemafäden auswachsen (Fig. 49, V). Doch

---

1) Annales du jardin botanique de Buitenzorg, Vol. VII, pag. 67.

2) Fleischer, Diagnose von Ephemeropsis tjibodensis. Ann. du jardin botanique de Buitenzorg, 2. série, Vol. II, pag. 68—72.

3) Organographie, pag. 358.

sind, wenn dies verhindert wird, auch die anderen Zellen der Brutknospe dazu imstande. Da die Brutknospe reich ist an Reservestoffen, so ist damit eine rasche Protonemaentwicklung ermöglicht.

Unter welchen Bedingungen die Brutknospenbildung eintritt, wurde nicht näher untersucht [1]), nach Analogie mit anderen Fällen ist wahrscheinlich, daß dies unter Umständen geschieht, unter denen zwar die Assimilation gut von statten geht (oder vorher gut von statten ging), das vegetative Wachstum aber kein sehr intensives ist, außerdem ist jedenfalls hinreichende Feuchtigkeit eine äußere Bedingung. Dies tritt namentlich hervor durch eine merkwürdige Erfahrung mit Pterygophyllum lucens, der einzigen einheimischen Art der Gattung.

Correns [2]) fand im Blatte von Pterygophyllum lucens Initialen und sah aus ihnen Rhizoiden hervorgehen, welche schon früheren Forschern aufgefallen waren [3]).

Brutknospen an den Blättern sah er nicht. Bei der Kultur entästeter Stengelstücke auf feuchtem Sande beobachtete er einmal am stengelbürtigen Protonema Brutkörper. Wenn man bedenkt, daß Pterygoph. lucens eine außerhalb des Hauptverbreitungsgebietes der Gattung wachsende Art ist, die sich besonderen Verhältnissen anzupassen hatte, so ist es keine allzukühne Hypothese, wenn man annimmt, daß auch bei dieser Art die Initialen ursprünglich zur Brutknospenbildung geeignet waren, daß aber die Brutknospenbildung hier latent wurde. Um diese zunächst rein theoretisch abgeleitete Annahme zu prüfen, kultivierte ich Pt. lucens im Hymenophyllaceenhause des Münchener botanischen Gartens. Es zeigte sich, daß die soeben ausgesprochene Vermutung begründet war: aus den Initialen der Blätter entwickelten sich zwar nicht direkt Brutknospen, wohl aber grüne Protonemafäden, welche Brutknospen bildeten, die ebenso wie die der neuseeländischen Arten Zellreihen darstellten, welche durch kurze Trennzellen abgegliedert wurden (Fig. 50). Da man nun, wie oben erwähnt, auch bei den neuseeländischen Arten statt der Brutknospen Protonemaäste, welche Brutknospen bilden, finden oder aus den Initialen erhalten kann (sogar neues vegetatives Protonema hervorrufen kann, wenn man sie in Wasser kultiviert, vgl. Joh. Westerdycks Abhandlung) oder unter bestimmten, in der Natur

1) Die Untersuchung der Regenerationserscheinungen wurde Frln. Joh. Westerdyck übergeben.

2) Correns, Untersuchung über die Vermehrung der Laubmoose durch Lauborgane und Stecklinge, Jena 1899, pag. 307.

3) Vgl. z. B. Bridel, Bryologia universa, Lipsiae 1827, II, p. 344 „folia . . . inferiora minora saepe rhizophora“, auch Hedwig kannte schon die Erscheinung.

aber meist nicht eintretenden Bedingungen Rhizoiden, so darf der oben erwähnte Satz, daß die Initialen der Blätter von Pterygoph. lucens gewöhnlich latent bleibende Brutknospeninitialen sind, wohl als erwiesen gelten, vermutlich werden Brutknospen auch im Freien gelegentlich auftreten. Jedenfalls liegt ein interessantes Beispiel dafür vor, daß die eigentliche Bedeutung einer Struktur nur durch den Vergleich mit verwandten Formen sich erkennen ließ.

Denn in Wirklichkeit ist die Fähigkeit der Initialen, Brutknospen zu bilden, ja nur deshalb eine latente, weil Hookeria lucens gewöhnlich nicht unter den Bedingungen lebt, welche zur Hervorrufung der Brutknospen notwendig sind. Es sei dabei bemerkt, daß der Vorgang bei Pflanzen von verschiedener Herkunft beobachtet wurde: die einen stammten aus dem botanischen Garten in Hamburg, die andern hatte Herr Prof. Glück aus Heidelberg mir zu senden die Freundlichkeit; in der Umgebung Münchens fehlt Hookeria lucens zwar nicht, ist aber doch nicht häufig. Die Heidelberger Pflanzen zeigten fünf Wochen, nachdem sie in das Hymenophyllum-Haus des Münchener botanischen Gartens gepflanzt waren, Brutknospen, nicht alle, aber an einzelnen Exemplaren zu Hunderten.

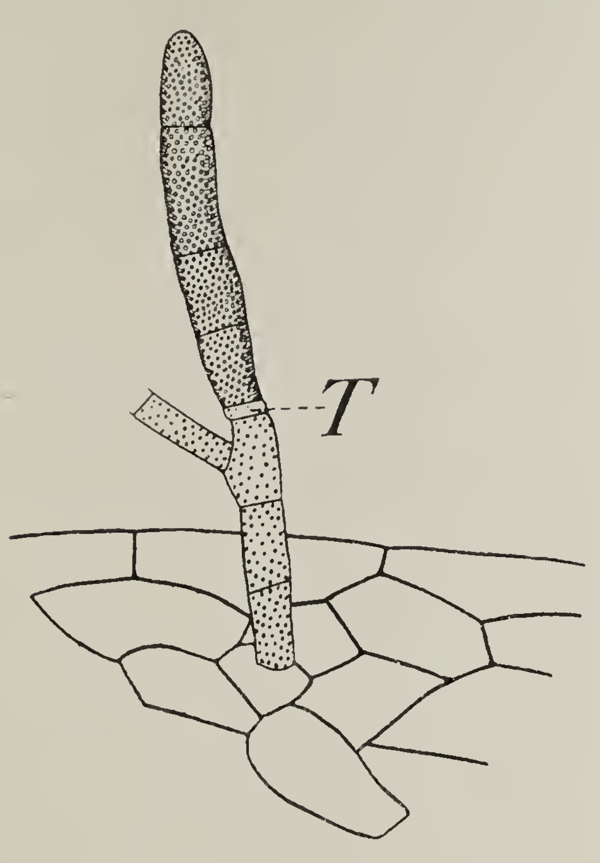


Fig. 50. Pterygoph. lucens. Blattstück, an welchem sich aus einer Initiale brutknospenbildendes Protonema entwickelt hat. (*T* Trennzelle.)

Die Ankerbildung, welche oben für Pt. quadriforium beschrieben wurde, habe ich bei P. lucens bis jetzt nicht beobachtet. Bekanntlich weicht diese Art ja auch in sonstigen Eigentümlichkeiten von den außereuropäischen ab, so daß man sie teilweise in eine andere Gattung (Pterygophyllum s. str. gegenüber Hookeria) gestellt hat. Die sonstigen Bauverhältnisse der Brutknospen aber sind ganz übereinstimmend, auch wurde oben erwähnt, daß die Ankerbildung an den Brutknospen der neuseeländischen Art keine allgemeine Erscheinung ist.

Von andern Eigentümlichkeiten seien nur zwei erwähnt: die Blattbildung an den Sexualästen und das Verhalten der Vaginula.

Die Blätter der antheridientragenden Äste enthalten nur sehr wenig Chlorophyll und haben einen „Saum", d. h. Randzellen mit verdickter Außenwand, welcher den Blättern der sterilen Äste abgeht, an der

Blattspitze ist er nicht ausgebildet. Da nun einige Pterygophyllum-Arten als mit „foliis marginatis“ versehen beschrieben werden, so wäre es möglich, daß die Blätter der Sexualäste nicht nur die radiäre Anordnung, welche offenbar allen Pterygophyllen früher eigentümlich war, beibehalten haben, sondern auch die Struktur des Randes, obwohl eine besondere biologische Bedeutung der Verstärkung der Randzellen nicht einzusehen ist, denn da die Blätter klein, die männlichen Knospen ziemlich versteckt sind, so ist eine besondere mechanische Bedeutung dieser Randzellen (gegen Einreißen etc.) kaum anzunehmen.

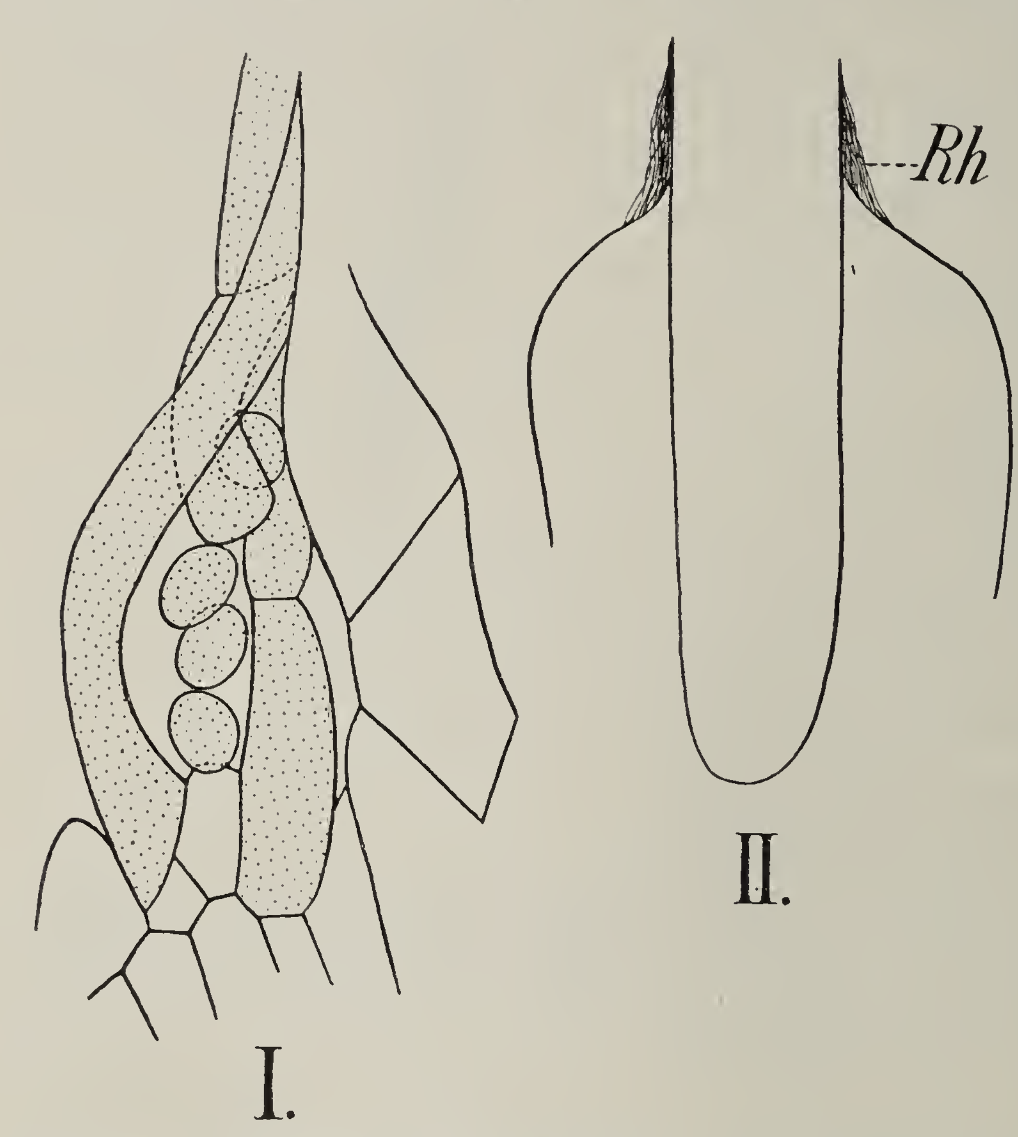


Fig. 51. Pterygophyllum quadrifarium. Rhizoidbildung aus der Vaginula; II. Längsschnitt schwach vergrößert, *Rh* Rhizoiden; I. stärker vergrößerter Teil eines solchen Längsschnittes, Rhizoiden punktiert..

Das Verhalten der Vaginula wurde untersucht, um zu sehen, ob hier etwa ähnliche Erscheinungen wie bei Eriopus auftreten. Dies war insofern nicht der Fall, als eine Rhizoidbildung an der Seta nicht vorhanden ist. Wohl aber entwickelt die Vaginula Rhizoiden, welche an der Basis der Seta hinaufwachsen. Ob diese Rhizoiden für die Wasserversorgung des Sporogons wesentlich in Betracht kommen (das durch sie aufgenommene Wasser könnte durch den „Fuß“ der Seta zugeführt werden), erscheint zweifelhaft; sie hängt wohl mit dem das Auswachsen der Rhizoiden begünstigenden feuchten Standort zusammen.

6. Cyathophorum bulbosum (-pennatum).

Dieses prachtvolle Laubmoos[1]) ist in den Farnschluchten Australiens (speziell der Kolonie Viktoria) sehr häufig, ebenso in Neuseeland. Es

1) Vgl. die Abbildung in Organographie I, pag. 86 Fig. 54.

ist gegen trockene Luft sehr empfindlich und zeigt in dieser bald Verschrumpfung der Blätter. Mit Vorliebe wächst es an der Basis der Baumfarnstämme, wobei die „Rhizome" des Mooses zwischen den „Luftwurzeln" der Farnstämme kriechen, die dorsiventralen beblätterten Sprosse annähernd rechtwinklig von dem Farnstamme abstehen. Bekanntlich sind drei Reihen von Blättern vorhanden, drei seitliche Reihen großer, asymmetrischer Blätter, und eine untere, aus kleinen, symmetrischen Blättern bestehende. Auch die Sporogonien sind nach der Schattenseite zu gewendet. Auch in Erde wächst Cyathophorum übrigens gut, im Münchener botanischen Garten sind zahlreiche lebende Exemplare vorhanden, teils in Erde, teils auf Stämmen von Dicksonia antarctica, teils auf Steinen.

Die Cyathophorumstämmchen halten trotz ihrer flachen Beblätterung ziemliche Mengen Wasser fest. Es kommt dies daher, das die größeren Blätter nicht flach, sondern ungleichmäßig gewölbt sind; es bilden sich so auf den Stämmchen Stellen, an denen Wasser festhaftet. Nur die Sproßspitze ist nach dem Bespritzen meist trocken. Sie ist nach abwärts gekrümmt und läßt so das Wasser leicht ablaufen; auch sind hier die Blätter viel flacher als im späteren Zustande, vielleicht auch die Blattflächen weniger benetzbar. Jedenfalls also sind die jugendlichen Teile vor dauernder Benetzung geschützt. Kultiviert man Cyathophorum in Nährlösung untergetaucht, so gehen die alten Sprosse meist bald zugrunde oder es entwickeln sich dann neue, welche dem Leben im Wasser angepaßt sind.

Ehe ich auf einige Eigentümlichkeiten dieses Mooses eingehe, möchte ich noch eine sehr ausführliche, ihm gewidmete Abhandlung besprechen, die von Ugo Brizi[1]). In dieser werden außer einer Anzahl histologischer Einzelheiten, die wohl kein allgemeines Interesse beanspruchen können, von Cyathophorum drei Dinge angegeben, welche — wenn sie richtig wären —, den Lebenswandel dieses Mooses als einen sehr eigentümlichen erscheinen lassen würden. Erstens soll Cyath. bulbosum, wie sehr viele andere Moose, gewöhnlich ein Saprophyt, aber zuweilen auch („eventualmente") ein Parasit sein. Zweitens finden sich an der Sproßachse helle Flecken (macule), welche der Verfasser als Hydathoden betrachtet; drittens beschreibt er auf den Antheridien eine Kappe sklerifizierter Zellen — abweichend von allem sonst für Antheridien

1) U. Brizi, contributo allo studio morfologico biologico e systematico delle Muscinee. Estratto dell' Annuario del R. Istituto botanico di Roma. Vol. VI fasc. 3. Roma 1897.

Bekannten. Leider lösen sich, wie gezeigt werden soll, bei genauerer Untersuchung diese drei Merkwürdigkeiten in nichts auf.

Den Saprophytismus resp. Parasitismus des Mooses erschließt Brizi daraus, daß die Rhizoiden in tote, zuweilen auch in lebende Pflanzenteile eindringen, er meint (S. 15 l. c.) es sei evident, daß Cyathophorum und einige andere Moose „tendono à devenir parassiti". Nun ist aber klar, daß man aus dem Eindringen von Rhizoiden in lebendes Gewebe nur dann auf Parasitismus schließen könnte, wenn eine Aufnahme von Baustoffen seitens der Rhizoiden nachgewiesen wäre. Dies ist nicht geschehen, die angegebene Tatsache zeigt nichts weiter als die andere schon lange bekannte, daß die Ausläufer von Agropyrum repens oft lebende Gewebe durchbohren, nämlich, daß sie zu bedeutenden mechanischen Leistungen befähigt sind. Ebensowenig kann man von einem Eindringen in tote Pflanzenteile oder einem Umspinnen derselben mit irgendwelcher Sicherheit auf Saprophytismus schließen, selbstverständlich ist auch bei Moosen Saprophytismus möglich, aber nachgewiesen ist er, wie früher hervorgehoben, bei keinem einzigen, nicht einmal bei Buxbaumia, wo die Wahrscheinlichkeit einer saprophytischen Lebensweise schon nach den Standortsverhältnissen am größten ist; daß es Moose gibt, welche organische Substanzen bei ihrer Ernährung verwenden, ist möglich; aber den Nachweis können, wie früher hervorgehoben [1]), nicht morphologische, sondern nur experimentelle Beobachtungen liefern. Da nun Brizi nur auf morphologische Beobachtungen seine Schlüsse gründet, so müssen diese als gänzlich unbewiesen bezeichnet werden.

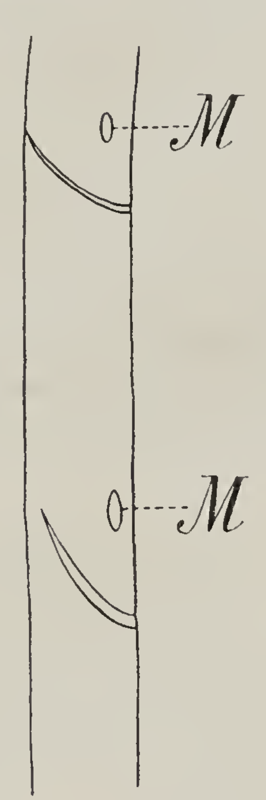


Fig. 52. Seitenansicht mit Stämmchen von Cyathophorum bulbosum mit zwei Blattansätzen und zwei „macule" (*M*).

2. Hydathoden. Am Rhizom und Stämmchen von Cyathophorum beobachtete Brizi weiße Flecke, welche er als „macule" bezeichnet. Sie heben sich namentlich am Stamme auffallend von der schwarzen Farbe des Rindengewebes ab, da die Wände der in den „macule" gelegenen Zellen farblos und unverdickt bleiben. Sie sind mit bloßem Auge aber noch sichtbar und stehen in zwei Reihen, die denen der großen Blätter entsprechen (Fig. 52). Brizi vermutet, daß es sich um „speciali apparechi aquiferi" handle, man könne annehmen,

1) Organographie, pag. 350.

daß das Blatt eine Art Kanal bildet, welcher das Wasser auf die „macula“ leite, von welcher es absorbiert werde.

Ich habe schon früher, als ich nur die vorläufige Mitteilung Brizis kannte, darauf hingewiesen[1]), daß es sich bei der „macule“ offenbar um Zellengruppen handle (wie man sie auch bei andern Moosen findet), welche die Stelle bezeichnen, wo Protonemafäden oder Seitenzweige ihren Ursprung nehmen. Tatsächlich handelt es sich, wie kurz darauf Correns bestätigt hat, um ruhende Astanlagen. Brizi ist die in einer seichten Vertiefung liegende Scheitelzelle (Fig. 53) entgangen, welche ohne weiteres zeigt, daß hier ganz ähnliche Verhältnisse vorliegen, wie sie Correns bei seinem „Bryumtypus“ beschrieben hat. Die Astscheitelzelle hat eine Anzahl Segmente gebildet, welche aber keine Blätter entwickeln. Wohl aber können diese ruhenden Sproßanlagen nach Entfernung des Vegetationspunktes — zuweilen auch ohne das dies der Fall ist — des Hauptsprosses austreiben. Dazu sind die ruhenden Anlagen auch deshalb besonders befähigt, weil sie Reservestoffe in ihren Zellen erhalten. Wasser können sie wohl direkt von außen aufnehmen, aber sie als „Hydathoden“ für die Pflanze selbst zu betrachten, dafür liegt nicht der mindeste Grund vor. Übrigens ist es auch leicht, die Entwicklung einer Astanlage aus der Mitte einer „macula“ direkt zu verfolgen. Ob die Astanlagen später aber ihre Entwicklungsfähigkeit (und ihre Baustoffe) verlieren, habe ich nicht untersucht. Selbstverständlich fehlen die „macule“ da, wo Seitenzweige vorhanden sind; die kurzen entweder Antheridien oder Archegonien tragenden Seitenäste stehen genau an Stelle „macule“, was Brizi schon auf die Bedeutung dieser „Organe“ hätte aufmerksam machen können. Diese von den Unterblättern schief nach außen gerichteten Äste stehen natürlich nur scheinbar in der „ascella delle folie laterali“, in Wirklichkeit wie andere Moosäste an der Basis eines Blattsegmentes. Dadurch, daß sie schief seitwärts gerichtet und somit von dem benachbarten Unterblatt nicht bedeckt sind, haben die kurzen Sexualäste der männlichen Pflanzen bessere Gelegenheit, ihre

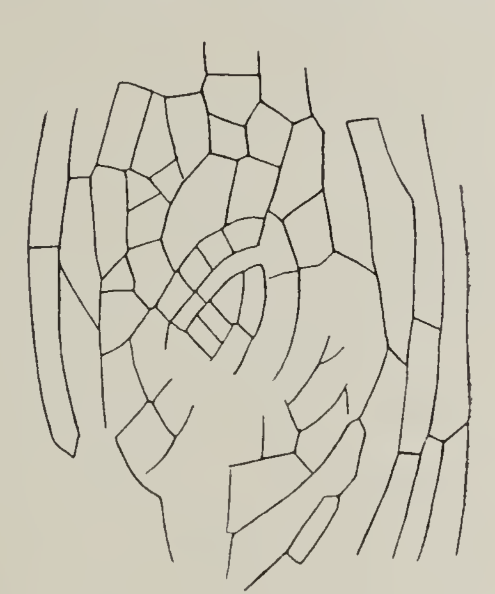


Fig. 53. Cyath. bulbosum. Oberansicht einer „macula“, stärker vergr. In der Mitte die dreiseitige Scheitelzelle, die Zellen um sie herum sind nicht alle eingezeichnet.

---

1) Organographie, pag. 368.

Spermatozoiden nach außen zu entleeren, die der weiblichen aber bessere, die Spermatozoiden aufzufangen.

Auch daß die „macule“ Stellen darstellen, an welchen „Protonemafäden ihren Ursprung nehmen (Organographie a. a. O.), hat sich bestätigt, und zwar sind es speziell die Brutorgane bildenden Protonemafäden, welche ihren Ursprung am Rande der „macule“ nehmen. Schon mit bloßem Auge sieht man an den Cyathophorumpflanzen oft Büschel brauner Fäden, welche ringsum Astursprungsstellen stehen. Es sind dies reich verzweigte, eine große Menge von „Brutknospen“ bildende Protonemafäden, zwischen denen man, bei geeigneter Präparation, die ruhende Astanlage („macula“) sehen kann. Die „Brutknospen“ sind mit Chlorophyll und Stärke versehene, meist aus mehreren Zellen bestehende Fadenstücke, gelegentlich bestehen sie auch aus einer einzigen Zelle. Sie trennen sich, soweit ich das verfolgt habe, durch kurze Trennzellen ab und stellen ein reichliches, von Brizi nicht erwähntes Vermehrungsmittel der Pflanze dar; manche Pflanzen sind mit Brutknospen so reichlich versehen, daß sie auf der Oberseite zwischen den Blättern grünliche Massen zeigen, welche aus einer Menge von Protonemafäden und Brutknospen bestehen.

3. Über den Bau der Antheridien hat Brizi Angaben gemacht (a. a. O., pag. 56 u. 57), welche, wenn sie richtig wären, allerdings eine „Struttura . . . non mai descritta“ darstellen würden. Er schildert nämlich auf dem Scheitel des Antheridiums „una specie di cappuccio formato da cellule colle parete sclerificate“[1]). Diese sklerotischen Zellen sollen jeden Inhalts entbehren. Beim Öffnen (das der Verfasser in 10%iger Zuckerlösung verfolgt hat!) dehnen sich die Wände der unverdickten Zellen des „cappuccio scleroso“ stark aus, die Zellen des „cappucio scleroso“ können dieser Ausdehnung nicht folgen, die Kapuze löst sich teilweise wie ein Deckel ab und so kann der Spermatozoidenbrei heraustreten. Diese ganze Darstellung beruht durchaus auf falschen Beobachtungen und irrtümlichen Schlüssen. In Wirklichkeit geht alles zu, wie bei anderen Laubmoosen. Wie diese besitzt auch Cyathophorum an seinen Antheridien eine „Öffnungskappe“[2]), aber diese besteht nicht aus Zellen mit sclerifizierten Wänden, was Brizi dafür gehalten hat, ist eine Schleimablagerung, die aber nur in den am Antheridienscheitel gelegenen Zellen vorkommt, (vgl. Fig. 54), nicht wie Brizis Figur angibt (Tav. XXIX, Fig. 23) sich weit hinab am Antheridium er-

---

1) Sperrung von mir. G.

2) Goebel, Über den Öffnungsmechanismus der Moosantheridien. Suppl. aux Annales du jardin botanique de Buitenzorg 1898 und Organographie, pag. 269.

streckt. Diese Zellen sind auch keineswegs inhaltsleer, wenngleich natürlich ein Teil der Inhalts zur Schleimablagerung benutzt worden ist[1]).

Bringt man ein reifes Antheridium in Wasser, so quillt der Schleim der Zellen der Öffnungskappe und sprengt die Cuticula, wobei die Zellen der Öffnungskappe entweder sich ablösen oder auch — wenigstens die unteren — stehen bleiben und so den Kanal begrenzen, durch welchen der Spermatozoidbrei dann austritt. Das entleerte Antheridium sieht oben wie quer (mehr oder minder geradlinig) abgestutzt aus und trägt am Rande der Öffnung noch den Rest der Cuticula der Öffnungskappe.

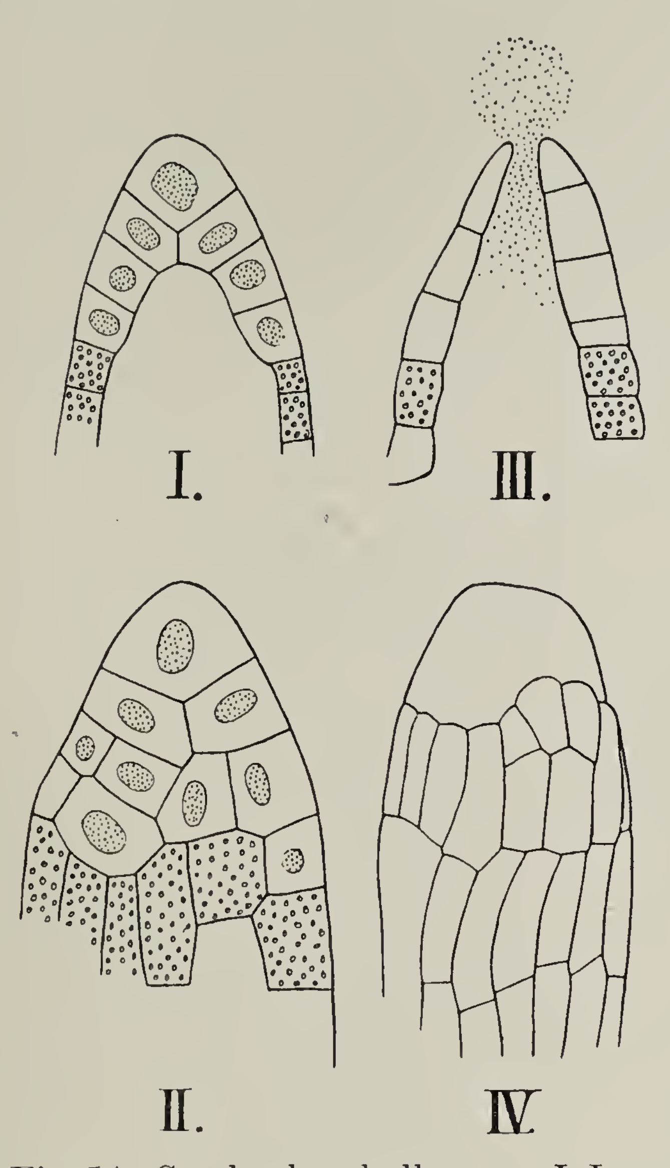


Fig. 54. Cyathophor. bulbosum. I. Längsschnitt durch den oberen Teil der Wand eines Antheridiums. Die Zellen der Öffnungskappe treten durch ihre Größe und den auf der Wand abgelagerten Schleim hervor (Inhalt punktiert). B. Außenansicht der Öffnungskappe. III. Längsschnitt durch ein entleertes Antheridium (die stehen gebliebenen Wandreste der Öffnungskappe sind zu derb gezeichnet). IV. Öffnungskappe eines entleerten Antheridiums von außen.

Das Hauptinteresse, welches Cyathophorum in organographischer Beziehung bietet, liegt in seiner Beblätterung, welche erinnert an die bei den dorsiventralen beblätterten Lebermoosen bekannten Verhältnisse. Ich habe früher darzulegen versucht, daß es sich dabei handle um eine Anpassungserscheinung an die Ausnützung schwachen Lichtes und fand diese Anschauung an den natürlichen Standortsverhältnissen derartiger Laubmoose durchaus bestätigt. Ein Querschnitt durch die Knospe zeigt, daß die drei Blattreihen ganz wie bei anderen Laubmoosen und auch bei den Lebermoosen angelegt werden. Die Scheitelzelle kehrt eine Kante nach oben, eine Seite nach unten (Fig. 55). Würden nun die Seitenblätter ihre Stellung beibehalten, so würden sie nur

1) Der Schleim färbt sich, wenn er einige Mächtigkeit erreicht hat, mit Chlorzinkjod deutlich blau. Brizi gibt an, daß die Zellen sich mit Chlorzinkjod lebhaft gelb färben, dies ist aber nur mit der Cuticula der Fall. Auf Brizis Angaben über die „Öffnung" der Antheridien in 10proz. Zuckerlösung einzugehen ist wohl nicht erforderlich.

in ihrer oberen Hälfte das Licht voll ausnützen können, es handelt sich darum, die Blattfläche so zu stellen, daß sie annähernd rechtwinklig zu dem (von oben einfallenden) Lichte steht. Dies kann erfolgen entweder durch eine Torsion des Blattgrundes oder durch eine Verschiebung der Blattinsertion oder durch eine Internodiendrehung. Cyathophorum wendet die beiden ersten Mittel an. Eine Oberansicht des Stämmchens zeigt, daß die Blätter schief inseriert sind, die Anheftungsstelle ist gegen den Vegetationspunkt hin verschoben, sie steigt weiter nach oben, als nach unten. Außerdem zeigt das Blatt in der kleineren (unteren) Hälfte nahe der Basis eine Drehung, welche früh schon hervortritt und dazu beiträgt, die Blattfläche in annähernd horizontale Stellung zu bringen.

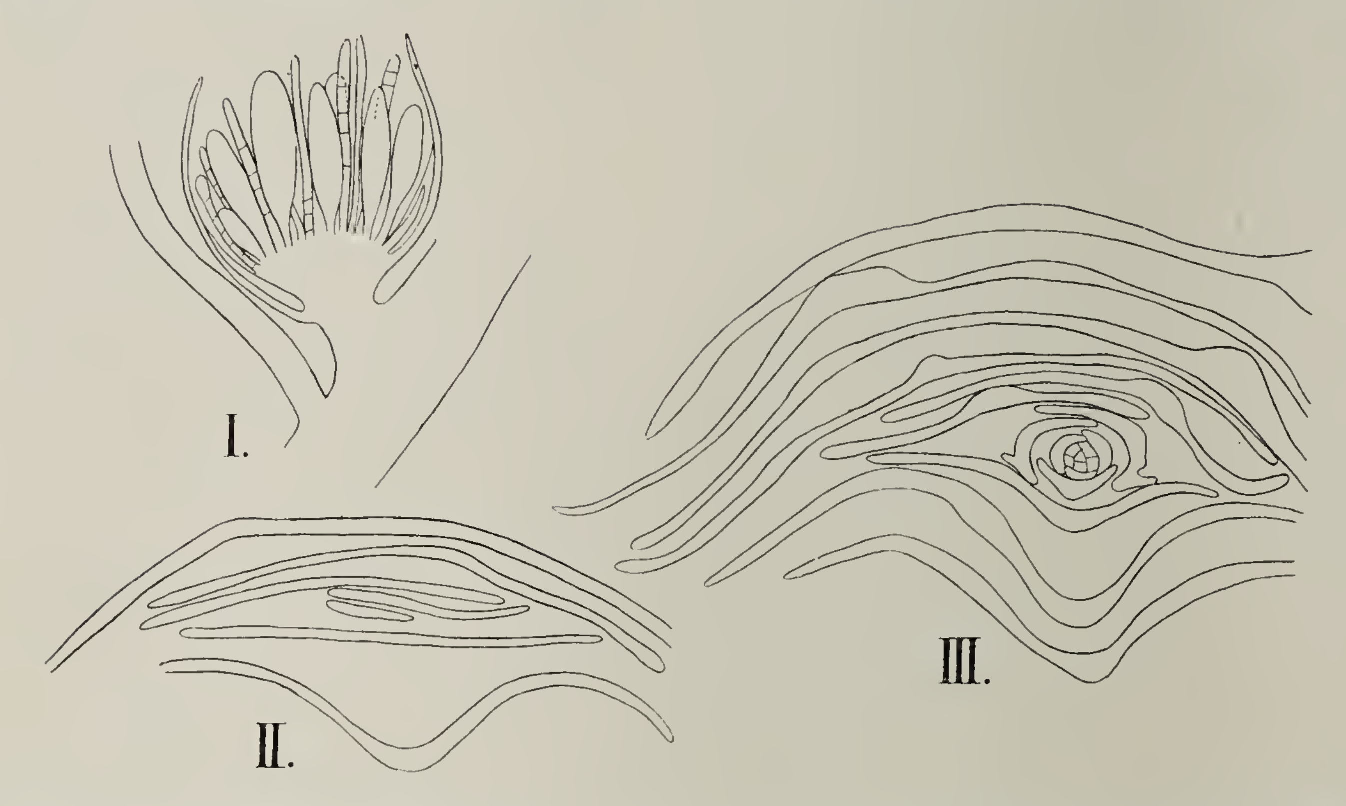


Fig. 55. Cyathophorum bulbosum. I. Sproßachse mit männlicher Blüte im Längsschnitt. II. und III. Querschnitt durch eine Sproßspitze, II. hoch, III. tiefer.

Ähnlich ist es bei Hypopterygium. Die Blätter der kurzen Sexualsprosse dagegen sind — soweit ich sie untersucht habe — nicht von ungleicher Größe und symmetrisch. Die Sporogonien sind nach der Schattenseite hin gewandt. Was die Ursachen der Asymmetrie und Anisophyllie anbelangt, so hoffte ich wenigstens feststellen zu können, ob sie direkt vom Lichte abhängt oder nicht. Indeß zeigte sich, daß Cyathophorumsprosse im Dunkeln überhaupt nicht wuchsen (soweit dies ohne Messungen sich sagen läßt) und also auch nicht etiolierten. Auch bei anderen Pflanzen tritt ja dasselbe ein, es ist mir z. B. nie gelungen, Iris zum Etiolieren zu bringen. Die Anisophyllie und die Asymmetrie der Seitenblätter tritt in der Knospe so frühzeitig ein, daß eine direkte Abhängigkeit dieser Verhältnisse vom Licht wenig wahrscheinlich erscheint. Die Asymmetrie der Seitenblätter könnte in zweierlei Weise zu-

stande kommen. Entweder sie wird am Blatte selbst induziert oder sie hängt mit der Dorsiventralität des ganzen Sprosses zusammen. Das erstere könnte z. B. dadurch bedingt werden, daß der Teil des Blattes, welcher die Torsion erfährt, im Wachstum zurückbleibt, das zweite dadurch, daß infolge der frühzeitig eintretenden Verschiebung der Insertion die Ernährung des Blattes von seiten der Sproßachse eine zu beiden Seiten der Blattmediane verschiedene wird. Der obere Teil der Blattinsertion steht auf der Rückenseite des Sprosses, welche die kräftiger entwickelte ist und wird dadurch auch besser ernährt, also größer. Tatsächlich kann man auch den vor der Verschiebung gebildeten oberen Teil des Blattes als symmetrisch ansehen, erst allmählich äußert sich die Differenz von Rücken- und Bauchseite der Sproßachse, welche auch die Verschiebung des Blattes bedingt. Darauf wird bei Besprechung anderer dorsiventraler resp. bilateraler Laubmoose zurückzukommen sein.

Auch bei diesen (vgl. Balantiopsis) ließ sich nachweisen, daß die verschiedene Größenentwicklung der beiden Blatthälften bedingt ist durch die verschieden große Insertionszone auf der Sproßachse, und diese ihrerseits durch verschieden starke Entwicklung der betreffenden Zone der Sproßachse (Fig. 56). Bei Cyathophorum tritt deutlich hervor, daß die größere Blatthälfte auch eine breitere Insertion hat, und daß, wie erwähnt, die Insertionszone sich im Verlaufe der Entwicklung ändert. Bei den Unterblättern ist dies nicht der Fall, diese bleiben demzufolge auch symmetrisch. Die Knickung an der Blattbasis erscheint demzufolge nicht als eine Ursache der Asymmetrie der Seitenblätter, sondern als Folge der Wachstums-Differenzen der verschiedenen Zonen der Sproßachse, welche die Asymmetrie bedingen. Die Insertion der oberen Blätter wird an der oberen Blatthälfte nach oben (gegen die Sproßspitze hin) verschoben und breiter als die unteren.

Die ausgesäten Brutknospen von Cyathophorum entwickelten ein Protonema, an welchem gleichfalls Brutknospen entstanden. Auch Pflänzchen entstanden in größerer Zahl. Diese zeigten die ersten Seitenblätter noch ganz symmetrisch und annähernd quer zur Längsachse des Stämmchens eingefügt, erst später werden sie schief gestellt und asymmetrisch; die Größendifferenz zwischen den seitlichen und den auf der Unterseite stehenden Blättern tritt schon früher hervor. Wir sehen also, daß die Dorsiventralität des Sprosses erst allmählich sich herausbildet sowohl bei der ersten Entstehung der Pflanze, als am Vegetationspunkte.

Es wurde oben bei Besprechung von Eriopus und Pterygophyllum darauf hingewiesen, daß auch sie teilweise asymmetrische Blätter besitzen. Das Zustandekommen der Asymmetrie ist bei diesen Formen ein ganz

ähnliches wie bei Cyathophorum. Die Verschiebung der Blattinsertionen, welche aus einer radiären Anordnung ein „flach" beblättertes Stämmchen zustande bringen, erfolgt in der Richtung der Längsachse des Sprosses. Aber nicht gleichmäßig in der ganzen Blattinsertion. Vielmehr wird die eine Seite bei der Verschiebung größer als die andere, es ist die in der Stämmchen-Längsrichtung gehobene. Der Teil des Blattes, welcher dieser Insertion entspricht, wächst auch stärker und wird der größere.

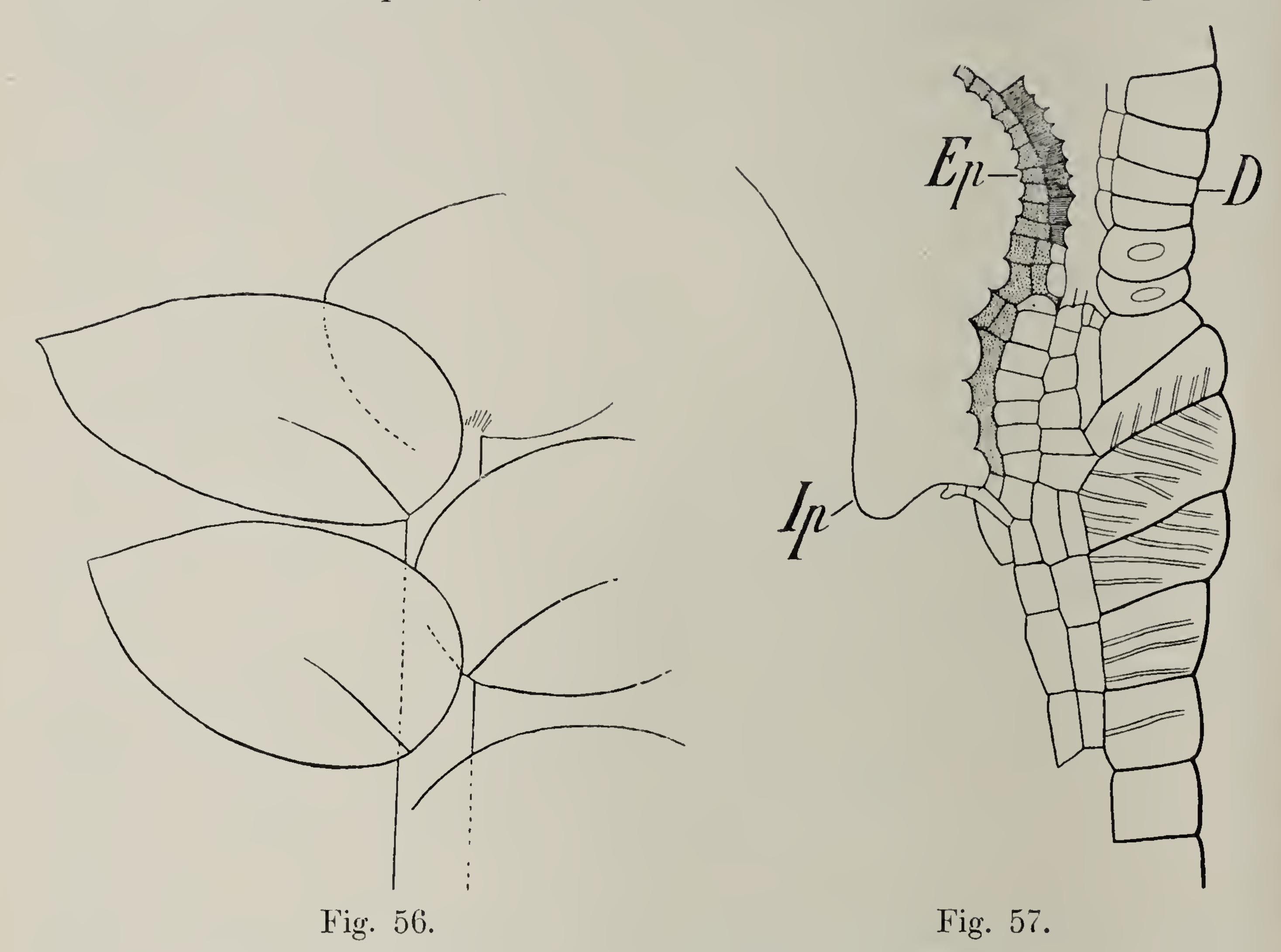


Fig. 56. Fig. 57.

Fig. 56. Cyathophorum bulbosum. Stück einer Oberansicht der Sproßachse.

Fig. 57. Längsschnitt durch den oberen Kapselteil von Cyathophorum bulbosum. *D* gehört zum Deckel, *Ep* Zahn des äußeren Peristoms, *Ip* inneres Peristom.

Schließlich mag eine anatomische Eigentümlichkeit der Kapsel hier noch Erwähnung finden. Die Wandzellen der Kapsel unterhalb des Ringes (der aus 1—3 Zellen im Längsschnitt aufgebaut ist) sind durch ihre Größe und dadurch ausgezeichnet, daß ihre Wände durch Verdickungsleisten ausgesteift sind, nach der unteren Region der Kapsel hin verlieren sich diese. Die Zähne des äußeren Peristoms bleiben an ihrer Basis miteinander vereinigt. Die Zellen zeigen hier starke Verdickungen (Fig. 57). So ist an der Kapselmündung innen und außen ein steifer Ring vorhanden, beide Ringe sind durch dünnwandiges Gewebe verbunden[1]). Es ist dies eine der bisher kaum beachteten Ver-

1) Diesem schreibt Brizi eine Bedeutung für die Peristombewegung zu, ich habe die Frage nicht untersucht.

richtungen, wodurch der Rand der geöffneten Kapsel ausgesteift wird, eine Einrichtung, deren Bedeutung ohne weiteres einleuchten wird, wenn man sich erinnert, daß die Sporenaussaat bei den Laubmooskapseln oft recht lange Zeit in Anspruch nimmt und ungestört nur dann vor sich gehen kann, wenn der Kapselrand nicht zusammenfallen resp. zusammengedrückt werden kann. Einer Aussteifung des Randes eines urnenförmigen Gebildes begegnen wir ja auch bei den Kannen von Nepenthes und Cephalotus, wo sie schon ohne anatomische Untersuchung deutlich hervortritt.

7. Mittenia.

Diese Gattung ist von Interesse, weil ihr Habitus eine Parallelbildung zu dem von Schistostega darstellt. Für letztere charakteristisch ist bekanntlich, daß die Stämmchen von ihrer Basis einen blattlosen resp. mit reduzierten Blättern versehenen, stielartigen Teil haben und daß die Blätter zwar im Vegetationspunkt radiär angelegt sind, aber an den steril bleibenden Pflanzen bald alle annähernd in eine Ebene verschoben werden. Bei Mittenia findet dasselbe statt, nur mit weniger großer Regelmäßigkeit als bei Schistostega. Ich sammelte in den Blackspurmountains bei Melbourne eine kleine Art, welche mit M. rotundifolia C. M. übereinstimmen dürfte, obwohl sie ebensowenig wie die Abbildung in den „Natürl. Pflanzenfamilien“ (Fig. 394 *J.—P.*) die von K. Müller als „fast kreisförmig“ beschriebene Umrißform der Blätter zeigt, außerdem stand mir in Tasmanien gesammeltes Material von M. Plumula zur Verfügung. Die Pflänzchen wachsen gesellig, was dadurch bedingt wird, daß an der Basis der Stämmchen Seitensprosse (öfters je nur einer) auftreten. Obwohl diese mit schmaler Basis aufsitzen, konnte ich doch nicht beobachten, daß sie, wie dies bei Schistostega der Fall ist[1]), aus kurzbleibenden Protonemafäden, die an der Basis der alten Sprosse entstehen, entspringen, vielmehr werden sie offenbar in der gewöhnlichen Weise angelegt[2]). Eine Arbeitsteilung zwischen sterilen und fertilen Pflanzen, wie sie bei Schistostega vorhanden ist, scheint bei Mittenia nicht durchgeführt zu sein, wenigstens gingen die Pflänzchen von M. rotundifolia fast ausnahmslos an der Spitze zur Bildung von Antheridien- oder Archegonienständen über. In dieser apicalen Region behalten die Blätter — welche hier ihre größte Ausdehnung erfahren — auch annähernd die quere Insertion bei, während sie weiter unten oft annähernd in die

1) Organographie, pag. 352.

2) Sonst tritt keine Verzweigung ein, abgesehen von Sprossungen aus dem Antheridienstand, welche bei Mittenia Plumula mehrfach beobachtet wurden. Es handelt sich offenbar um schmächtige Seitensprosse.

Längslinie der Sproßachse verschoben sind, obwohl eine streng zweizeilige Anordnung wie bei Schistostega kaum je beobachtet wurde (vgl. Fig. 58, I). In der Achsel der Blätter befinden sich einige schleimabsondernde „Haare“, die als Paraphysen auch im Antheridienstand auftreten. Auffallend ist die Asymmetrie der Blätter. Im Gegensatz zu dem unten für Rhizogonium Anzuführenden ist hier aber nicht die der Sproßspitze zugekehrte, sondern die ihr abgekehrte Hälfte die größere, und es tritt deutlich hervor, daß die kleinere Blatthälfte auch die kleinere Insertionszone am Stengel aufweist. Zuweilen sind die Blätter mit der Spitze nach einer Seite hingebogen, was vielleicht an solchen Stämmchen eintritt, welche einer stärkeren Beleuchtung ausgesetzt sind.



Fig. 58. I. Mittenia rotundifolia (?) (gesammelt bei Hermitage, Victoria), Sproßspitze 14 mal vergr. II. M. Plumula von Tasmanien, 17 fach vergr.

An der Basis der Pflänzchen fanden sich außer gewöhnlichen Rhizoiden solche, welche sehr breit, relativ dickwandig und mit Stärke (wahrscheinlich auch anderen Reservestoffen) vollgepropft waren. Es ist wohl kaum zu bezweifeln, daß die in den Rhizoiden gespeicherten Reservestoffe von den sich entwickelnden basalen Seitentrieben ausgenutzt werden, etwa wie bei einer Dahlia variabilis, nur daß Mittenia wohl kaum eine ausgesprochene Ruheperiode besitzt, wie die als Beispiel angeführte Dikotyle.

8. Rhizogonium.

Wenn man die Schilderung der Vegetationsorgane der Gattung Rhizogonium in den systematischen Werken liest, so erhält man den Eindruck, daß bei ihr die einzelnen Arten sich außerordentlich verschieden verhalten, mehr als dies bei irgend einer anderen Moosgattung

der Fall ist. Nach Brotherus[1]) sind z. B. die Sprosse bald allseitig, bald „federartig" beblättert, einfach oder verzweigt, die „Blüten" bald „grundständig im Wurzelfilz", bald lateral an den niederen oder mittleren Stengelregionen. Ich sammelte Rhizogoniumarten sowohl in Australien, als in Neuseeland und suchte darüber Aufschluß zu erhalten, ob tatsächlich so bedeutende Unterschiede im Aufbau vorhanden sind, wie die Systematiker sie annahmen, und wenn dies der Fall sein sollte, wie diese Abweichungen zustande gekommen sind.



Fig. 59. Rhizogonium novae Hollandiae. Basis einer Sproßgruppe, 25fach vergr. Man sieht zwei fertile, knospenförmige radiäre Sprosse scheinbar aus dem Rhizoidenfilz entspringen und die unteren Teile von 7 sterilen Sprossen.

Beginnen wir mit der extremsten Form, der, welche in der Sektion Eurhizogonium vorliegt (Fig. 59, 60).

Das Charakteristische dieser Gruppe besteht bekanntlich darin, daß die sehr kleinen archegonien- resp. antheridientragenden Sprosse an der Basis der sterilen, zweizeilig beblätterten stehen.

1) Engler-Prantl, Nat. Pflanzenfamilien I, 3, pag. 616.

Die Fragen, welche ich zu entscheiden suchte, waren folgende:

1. In welchem Verhältnis stehen sterile und fertile Sprosse zu einander, entspringen beide unabhängig von einander aus dem Protonema[1]) oder ist der eine ein Seitensproß des andern?



Fig. 60. Rhizogonium aristatum. Habitusbild: links ein steriler, rechts ein fertiler Sproß mit Sporogonium.

2. Wie kommt die Zweizeiligkeit der Blätter der sterilen Sprosse und die Asymmetrie ihrer Blätter zustande?

Rhiz. novae Hollandiae wächst in Neuseeland häufig auf toten Baumstämmen, die sehr kleinen fertilen Sprosse haben radiär angeordnete Blätter, im Gegensatz gegen die zweizeilige Blattstellung der sterilen. Die Blätter der fertilen Sprosse kommen als Assimilationsorgane offenbar kaum mehr in Betracht, sie stecken in dem Rhizoidenfilz und können, wenn sie überhaupt Chlorophyll enthalten, was an meinen getrocknetem Material nicht mehr zu entscheiden war, doch jedenfalls nicht das zum Aufbau der Sporogone nötige Baumaterial liefern.

Bei wenig eingehender Beobachtung sieht es so aus, als ob die fertilen Sprosse aus dem Rhizoiden filz hervorgingen. Dies ist aber nicht der Fall. Schnitte zeigen, daß sie an der Basis der sterilen entspringen[2]), sie können sich übrigens auch selbst verzweigen und leben

1) Wie das der Begründer der Gattung angenommen hat. Bridel hat für Rhizogonium eine besondere „Classis: Rhizokarpi“ aufgestellt und sagt (Bryol. universa II, pag. 603) „Nomen graecae compositionis a ϱιζα radix et γινομαι, fructus originem ab ipsa radice in hoc genere solemnem indicans“. Weiterhin sagt er, daß sterile und fertile Sprosse („ut videtur“) unabhängig von einander seien „et tantum tomento radiculoso irretiti atque conjuncti“.

2) Nur ganz ausnahmsweise fand ich sie etwa 1 cm hoch über der Basis, was wegen des Vergleichs mit den unten zu besprechenden Arten von Interesse ist.

wie Parasiten an den über das Substrat hervortretenden vegetativen Sprossen. Durch diese basale Verzweigung erklärt sich auch der gesellige, rasenartige Wuchs der sterilen und fertilen Sprosse, denn selbstverständlich entstehen auch die sterilen als basale Seitensprosse an anderen sterilen. Die zweizeilige Blattstellung der letzteren ist nicht durch Verschiebung entstanden, sondern im Scheitel angelegt, gelegentlich aber trifft man an der Basis der sterilen Stämmchen noch eine mehrreihige Blattstellung, die nicht durch Torsionen (die zuweilen auftreten) vorgetäuscht wird.



Fig. 61. Rhizogonium distichum. Habitusbild des Endes eines sterilen Sprosses von zwei Seiten.

Bei Rhiz. novae Hollandiae sind die zweizeilig gestellten Blätter meist nicht oder doch nur wenig gedreht, bei anderen Arten, z. B. dem in Fig. 61 abgebildeten Rhiz. distichum, dagegen fast in die Längslinie des Stämmchens verschoben. Dabei tritt die Ungleichhälftigkeit der Blätter deutlich hervor: im Gegensatz zu dem für Mittenia Angeführten ist hier die nach der Sproßspitze gekehrte Hälfte die größere, alle Blätter kehren die größere Hälfte derselben Sproßseite zu, das ganze Stämmchen ist offenbar etwas dorsiventral gebaut, wir können uns denken, bei einem Cyathophorum oder einem Hypopterygium verschwinde die dritte, kleinere ventrale Blattreihe ganz, dann würden wir eine Form wie Rhiz. distichum u. a. erhalten; die Asymmetrie der Blätter beruht offenbar auf denselben Verhältnissen, wie ich sie oben für Cyathophorum darzulegen versucht habe. Bei Rhiz. novae Hollandiae

wurde angeführt, daß die oben zweizeilig beblätterten Sprosse unten zuweilen radiär beblättert seien. Dies ist nun in ausgedehnterem Maße der Fall bei anderen Rhizogoniumarten.

Von besonderem Interesse war mir das gleichfalls in Neuseeland gesammelte Rhizog. bifarium, welches bedeutendere Größe erreicht als die eben erwähnten Arten. Zunächst ist der Ursprung der fertilen Knospen aus den sterilen Sprossen hier sehr deutlich, da er nicht an der Basis, sondern weiter oben erfolgt, wie denn auch sterile Äste an der Hauptachse entspringen. Sodann ist hier der sterile Hauptsproß an seiner Basis auf eine ziemlich lange Strecke radiär beblättert, nach oben hin aber geht die Verzweigung in die zweizeilige über, auch die Seitensprosse sind zweizeilig beblättert. Da ihre Spitzen an den gesammelten Exemplaren meist nicht mehr vorhanden (vermutlich vertrocknet und abgefallen) waren, so könnte man im Zweifel darüber sein, ob nicht die zweizeilige Stellung hier eine nur sekundäre, durch Verschiebung erlangte ist. Indes fand ich einen noch unverzweigten Hauptsproß, an welchem an der durchsichtig gemachten Knospe deutlich zu sehen war, daß schon jedenfalls bis ganz nahe an den Vegetationspunkt die Blätter zwei Reihen bildeten, und dasselbe darf wohl für die Seitensprosse angenommen werden. Sollte eine Verschiebung eintreten, so müßte sie also außerordentlich frühzeitig erfolgen. Die Angabe von Brotherus[1]), wonach die Hauptachse bei Rhizog. bifarium mehrreihig beblättert sein soll, aber läßt außer acht, daß auch die Hauptachse in ihrem oberen Teile zur zweizeiligen Blattstellung übergeht. Wir sehen also, daß diese Form des Vegetationskörpers nur graduell von der für Rh. novae Hollandiae und R. distichum oben geschilderten verschieden ist, insofern als die Änderung der Blattanordnung bei den letztgenannten Formen eben nur früher eintritt als bei Rh. bifarium. Es liegt kein Grund vor, die nur radiär beblätterten Rhizogonien hier zu besprechen. Wohl aber sehen wir, daß wir folgende Reihe aufstellen können:

1. Arten mit nur radiär beblätterten Sprossen (bei manchen ist die Verzweigung in ähnlicher Weise, wie das für Rh. novae Hollandiae oben beschrieben wurde, auf die Basis beschränkt).

2. Arten mit radiären Sprossen, die nach oben hin zweizeilig beblättert werden und zweizeilig beblätterte Seitenäste hervorbringen.

3. Arten, bei denen der radiär beblätterte Sproßteil sehr reduziert wird oder ganz ausfällt.

1) Engler-Prantl, Nat. Pflanzenfamilien I, 3, pag. 617.

Daß im Verlaufe der Entwicklung ein Übergang von der radiären in die zweizeilige Blattstellung eintritt, ist unter den Moosen nicht ohne Analogie. Hofmeister hat schon vor langer Zeit gezeigt, daß bei Fissidens bryoides die untersten, noch unterirdischen Sprosse mit dreizeiliger Scheitelzelle wachsen und dementsprechend die ersten Blätter dreizeilig stehen, während später die Scheitelzelle zweischneidig wird und zwei Blattreihen sich ausbilden. Leitgeb wies dann nach, daß bei einigen Fissidensarten auch die oberirdisch angelegten Seitensprosse mit dreizähliger Blattstellung beginnen, und daß bei F. taxifolius die Verzweigung auf die Basis beschränkt ist. Rhizogonium zeigt uns alle diese Vorgänge, die bei Fissidens nur bei eingehendster Untersuchung zu erkennen sind, in ganz besonders deutlicher Weise, weil hier, z. B. bei Rh. bifarium, die radiäre Anordung nicht auf einige wenige Blätter beschränkt ist; wir sehen also die angegebenen, scheinbar ganz verschieden gestalteten Formen in eine fast lückenlose Reihe angeordnet.

Bei Fissidens ließ sich eine Einwirkung des Lichtes auf den Übergang aus der radiären in die bilaterale Anordung nicht nachweisen [1]). Bei Rhizogonium konnte diese Frage nicht untersucht werden; es ist aber auch hier wahrscheinlich, daß es sich ebenso wie Fissidens verhält. Wenngleich also eine direkte Abhängigkeit der Blattstellung vom Lichte nicht nachgewiesen ist, so ist doch zweifellos, daß die zweireihige Blattstellung speziell dann, wenn die Blätter, wie z. B. bei Rhiz. distichum, alle in eine Ebene verschoben werden, für Bewohner lichtschwacher Standorte eine gute Lichtausnutzung ermöglicht. Daß die zweizeilig beblätterten Sprosse von Rhizogoniumarten wirklich am Scheitel schon zweizeilige Blattstellung haben, ist besonders hervorzuheben. Denn Correns [2]) gibt an, „die Neckera- und Rhizogoniumarten sind nicht zweizeilig, sondern glattgedrückt beblättert, komplanat, nicht distich“, was für die hier besprochenen Rhizogoniumarten sicher irrig ist. Vielmehr zeigt ein Blick auf Fig. 62, daß hier ebenso echte Distichie vorliegt wie bei Fissidens, Phyllogonium speciosum [3]), Orthorhynchium und Distichium. Eine freilich nur oberflächliche Ähnlichkeit mit Fissidens hat Bridel veranlaßt, das Rhizogonium novae Hollandiae zuerst als Fissidens zu beschreiben (Muscologia rec. II, Bd. I, pag. 143). Für Fissidens hat, wie erwähnt, Leitgeb, für Phyllogonium Lorch, für Distichium Correns (a. a. O.) eine zweischneidige Scheitelzelle

1) Goebel, Organographie, pag. 203.

2) Correns, Über Scheitelwachstum, Blattstellung und Astanlagen des Laubmoosstämmchens. Festschrift für Schwendener, pag. 385.

3) W. Lorch, Flora 1894, pag. 457.

nachgewiesen; es schien von Interesse, zu untersuchen, ob bei Rhizogonium dasselbe Verhalten vorliegt. Die Entscheidung darüber ist nicht ganz leicht, wenn man nicht sehr viel Material zur Verfügung hat, namentlich auch deshalb, weil die beblätterten Sprosse begrenztes Wachstum haben und man infolgedessen vielfach verkümmerte Endknospen antrifft, außerdem sind die älteren Blätter recht spröde und die Schnitte reißen leicht auseinander. Es war deshalb die Anfertigung zahlreicher Mikrotomschnitte notwendig[1]). Ein sehr gelungenes Präparat von Rh. novae Hollandiae stellt Fig. 62 dar. Es ergab sich das merkwürdige Resultat, daß die Scheitelzelle dreiseitig ist, aber nur zwei Seiten blattbildende Segmente liefern. Die dritte Segmentreihe (mit x bezeichnet) bleibt ganz steril und entwickelt sich von Anfang an viel schwächer als die blattbildenden Segmente.

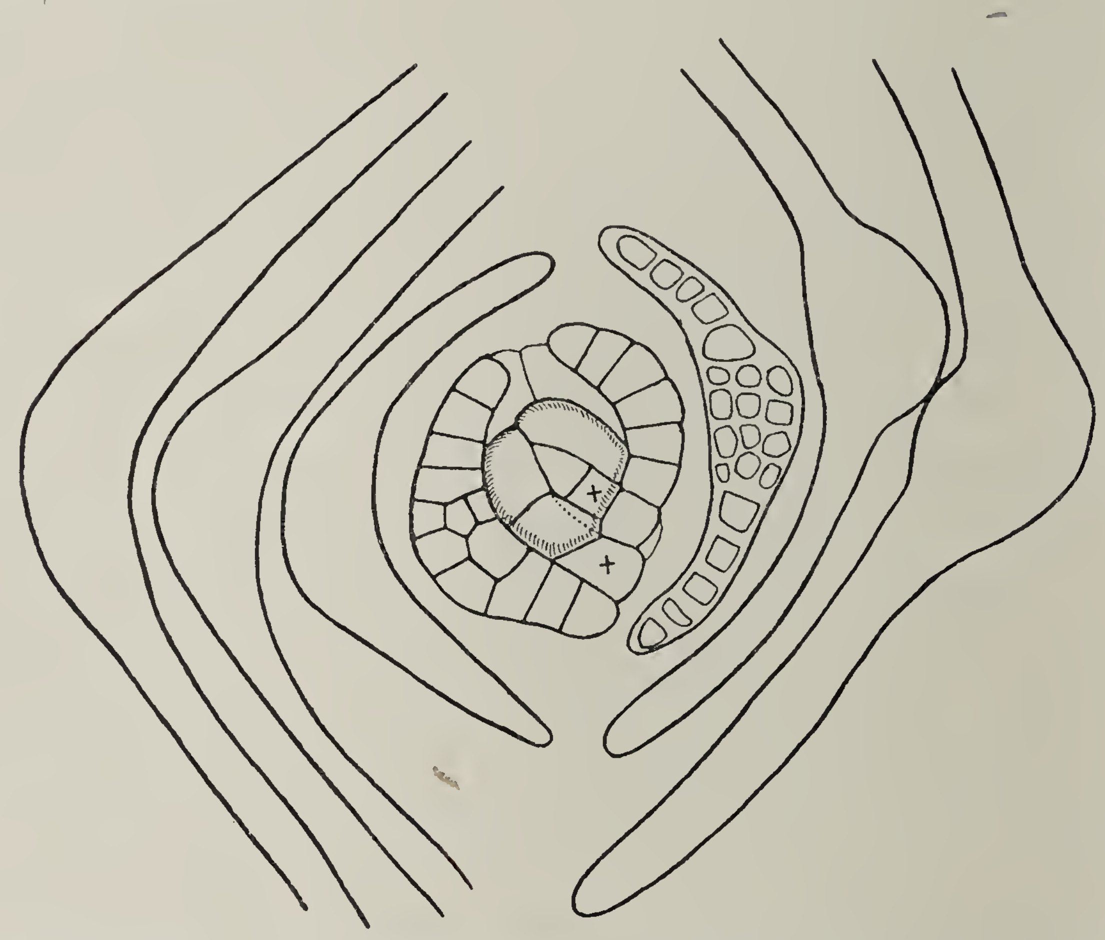


Fig. 62. Rhizogonium novae Hollandiae. Querschnitt durch den Scheitel eines sterilen Sprosses. Die nicht zur Blattbildung verwendeten Segmente sind mit + bezeichnet.

Wir haben hier offenbar einen interessanten Übergang von dem gewöhnlichen Verhalten (bei welchem eine dreiseitige Scheitelzelle drei Reihen blattbildender Segmente liefert) zu der Bildung einer zweischneidigen Scheitelzelle vor uns. Denn es ist von dem Verhalten der Rhizogoniumscheitelzelle aus nur noch ein kleiner Schritt bis zum Verschwinden der hier schon im Verkümmern begriffenen Segmentreihe,

1) Für deren Ausführung ich Herrn Dr. Zoernig zu Dank verpflichtet bin.

ein Schritt, welcher durch eine entsprechende Gestaltveränderung der Scheitelzelle geschehen kann.

Zugleich haben wir in diesem Verhalten eine weitere Analogie mit den foliosen Lebermoosen. Auch bei diesen läßt sich ja beobachten, wie die dritte (die dem Substrate zugekehrte) Segmentreihe bei manchen Formen immer weniger blattbildend wird, bei einigen Formen sind ja die Amphigastrien so gut wie verschwunden. Auch bei den Lebermoosen ist die Umbildung dann — so weit wir bis jetzt wissen allerdings nur bei der Gattung Physiotium[1]) — so weit gegangen, daß eine zweischneidige Scheitelzelle auftrat, ob die Keimpflanzen etwa noch eine dreiseitige besitzen, ist, da die Keimung von Physiotium nicht beobachtet wurde, unbekannt.

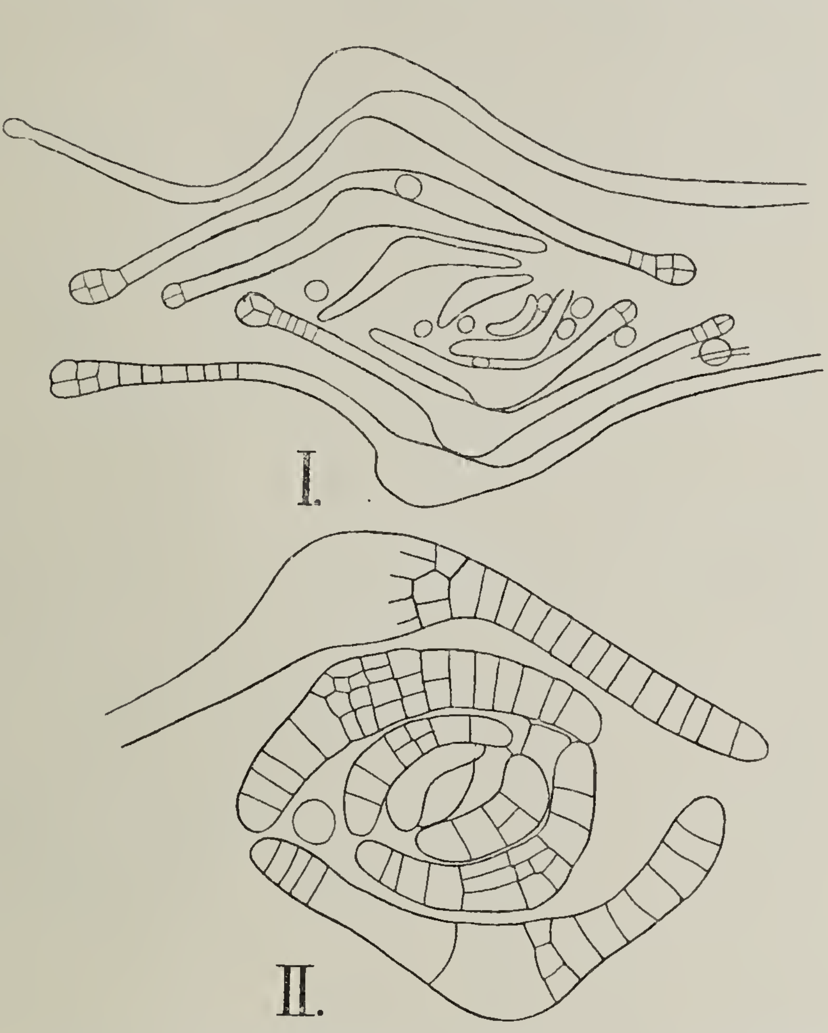


Fig. 63. Rhizogonium aristatum. Querschnitt durch eine Sproßspitze. I. Hoher, II. tiefer (mit Scheitelzelle).

Der Bau des Scheitels von Rhizogonium novae Hollandiae macht es auch leicht verständlich, weshalb die oben zweizeilig beblätterten Stämmchen an der Basis zuweilen mehrreihige Blattanordnung zeigen. Hier sind offenbar die später (was die Blattbildung anbelangt) außer Funktion tretenden Segmente noch blattbildend, die Änderung erfolgt im Verlauf der Entwicklung, etwa wie bei einem Seitensproß von Vaccinium Myrtillus[2]); daß, wie die Abbildung zeigt, weder die beiden Blattreihen noch die sterilen Segmente gradlinig übereinander fallen, beruht offenbar darin, daß die Segmente (wenigstens die blattbildenden) nicht parallel den Seitenwänden abgeschnitten werden, wie dies ja bei vielen anderen Moosen auch der Fall ist. Daran aber, daß tatsächlich die Blattstellung von Anfang an eine zweireihige ist, kann, wie schon oben bemerkt, im Gegensatze zu Correns' Angabe kein Zweifel bestehen.

1) Goebel, Flora 1893, pag. 445.

1) Goebel, Organographie, I, pag. 80.

Die Annahme, daß die dreiseitige, aber nur zwei Reihen blattbildender Segmente liefernde Scheitelzelle von Rhizog. Novae Hollandiae ein Übergang zur zweischneidigen sei, wird nun ferner gestützt durch die Befunde bei Rhiz. aristatum. Fig. 63 I zeigt zunächst, daß die beiden Blattreihen auch hier keine geraden, sondern schiefe Zeilen bilden. Der Scheitel selbst ist in Fig. 63 II abgebildet. Die Scheitelzelle ist zweifellos zweischneidig, und man sieht besonders deutlich, daß das jüngste Segment am „anodischen" Rande vorgreift, d. h. dort breiter ist. Diese Tatsache bedingt wie bei Rhiz. novae Hollandiae die schiefe Stellung der Blattzeilen. Es ist sehr wohl möglich, daß diese Scheitelzelle hier auf eine solche gefolgt ist, welche der von Rhiz. novae Hollandiae entsprach, und daß auch bei letzterem die Gestalt der Scheitelzelle keine während des ganzen Verlaufes der Entwicklung gleichbleibende ist. Von einer typischen zweischneidigen Scheitelzelle weicht auch die von Rhiz. aristatum dadurch ab, daß die ein neues Blattsegment abschneidende Teilungswand sich nicht an beiden, sondern nur an einem Ende an die letzte Segmentwand ansetzt, das andere Ende trifft die entgegengesetzte freie Außenwand der Scheitelzelle ganz ähnlich wie bei Rhiz. novae Hollandiae. Indes konnte bei Rhiz. aristatum die Bildung einer dritten sterilen Segmentreihe nicht beobachtet werden. Vieleicht, daß solche gelegentlich auftreten, möglicherweise ist hier die Segmentierungsart der Scheitelzelle noch nicht so streng gleichmäßig wie in anderen Fällen. Jedenfalls geben uns die angeführten Tatsachen Auskunft darüber, wie der Übergang von mehrreihiger zu zweireihiger Blattstellung bei Rhizogonium erfolgt ist und erweisen die Unrichtigkeit der gegenteiligen Angabe von Correns, welcher offenbar keine eingehende Untersuchung zugrunde lag, wie denn auch die Anschauung Bridels — des einzigen Autors, welcher sich meines Wissens über das Verhältnis der sterilen zu den fertilen Sprossen klar ausgesprochen hat — sich nicht als haltbar zeigte.

9. Orthorhynchium.

Den Moosen, welche zur streng zweizeiligen Blattstellung übergegangen sind, ist auch die Gattung Orthorhynchium zuzuzählen, die ich in Ceylon und Australien sammelte. Die Blätter sind hier ähnlich wie bei Phyllogonium, zu welcher Gattung früher Orthorhynchium gestellt wurde kahnförmig ausgebildet und liegen mit den Rändern dicht aufeinander, (wo dies in der Fig. 64 nicht der Fall ist, z. B. oben links liegt eine mechanische Störung vor). Es kommt so ein ausgezeichnetes System kapillarer Wasserbehälter zustande, welches an analoge Verhältnisse bei manchen Phyllogoniumarten erinnert. Es unterliegt

keinem Zweifel, daß die Blattstellung hier von Anfang an eine zweizeilige ist, doch habe ich die Scheitelzellbildung nicht untersucht, sie dürfte mit der vom Phyllogonium übereinstimmen. Selbst die kurzen Sexualsprosse scheinen zweizeilig beblättert zu sein, so daß hier nur eine tiefer greifende Umbildung als Rhizogonium vorliegt.



Fig. 64. Orthorhynchium elegans. Habitusbild.

II. Lebermoose.

I. Gottschea (Schistochila).

Bei Gelegenheit der Besprechung der Wassersäcke folioser Lebermoose habe ich vor Jahren auch kurz die Blattbildung von Gottschea besprochen[1]). Es wurde dabei ein Blatt von Gottschea Blumei abgebildet (a. a. O., Pl. V, Fig. 53 und entsprechend der unten zu erwähnenden Ansicht Hookers) angenommen, daß hier auf der Oberseite des Blattes sich eine große Lamelle bilde, die nun zusammen mit dem übrigen Blatte eine

1) Goebel, Morphologische und biologische Studien. Ann. du jardin botanique de Buitenzorg VII (1887), pag. 31.

Tasche bilde, welche geeignet ist, Wasser festzuhalten. Die Entwicklungsgeschichte wurde nicht untersucht, und so kam es, daß die nach dem fertigen Zustande gegebene morphologische „Deutung" des Blattes der Wirklichkeit nicht entsprach.

Salmon[1]) erwähnt in einer Abhandlung über die Blattbildung von Fissidens auch die von Gottschea und sagt „It seems to me more probable, however, that we have here a keeled leaf bearing a laminar appendage and that consequently a close approach is made to the structure of a Fissidens leaf." Die schönen großen Gottscheaarten, welche ich in Neuseeland sammelte — sie stellen wohl die prächtigsten aller foliosen Lebermoose dar —, ließen es mir erwünscht erscheinen, die Blatt-



Fig. 65. Gottschea appendiculata. Sproßstück von der Oberseite, 4mal vergrößert. *bo* Oberlappen, *bu* Unterlappen des Blattes, *F* Flügel, *L* Lamellen, welche auf dem Blattunterlappen hinter dessen Einbuchtungen entspringen.

entwicklung zu verfolgen. Gottschea appendiculata[2]) (Fig. 65) ist auch dadurch von Interesse, daß hier der größere Teil des Blattes eine Randbildung zeigt, die einigermaßen an ein fiederschnittiges Blatt erinnert (Fig. 65), eine Erscheinung, welche bei einigen anderen Arten derselben Gattung wiederkehrt, sonst aber unter den Bryophyten ziemlich vereinzelt dasteht.

Ein Blick auf den in Fig. 66 dargestellten Querschnitt durch eine Sproßspitze zeigt ohne weiteres, daß Salmons Vermutung der Haupt-

---

1) E. St. Salmon, On the Genus Fissidens. Annals of botany, Vol. XIII, 1899. Schon früher hatten Jack und Stephani (Hepaticae in insulis Vitiensibus et Samoanis a Dr. Ed. Graeffe anno 1864 lectae, Bot. Centralbl. 1894, Bd. LX, No. 43) sich dahin geäußert, daß der Flügel aus dem Kiel zwischen „Blatt und Lobulus" entspringe. Wenn aber dort gesagt wird, „daß lediglich ein langandauerndes interkalares Wachstum einzelner Teile, nachdem die Ausbildung abgeschlossen ist, diese flügelartigen Anhänge zur Folge hat", so ist das, wie die hier mitgeteilte Entwicklungsgeschichte zeigt, nicht richtig. Es wird vielmehr gezeigt werden, daß der Flügel außerordentlich früh, solange die Blattanlage noch ganz embryonal ist, angelegt wird, nicht nachdem die Ausbildung abgeschlossen ist.

2) Die neueste Abbildung dieser Pflanze (in D. C. Campbell mosses and ferns, II. ed., pag. 119, Fig. 63) würde ohne die Figurenerklärung unmöglich zu erkennen sein, namentlich ist die charakteristische Blattform ganz unkenntlich.

sache nach richtig ist. Man sieht in der Mitte die Scheitelzelle mit ihren Segmenten, deren erste Teilungen das bekannte Verhalten zeigen, daß schon durch die erste Längswand die Anlage des Ober- und des Unterlappens bei den Seitenblättern von einander getrennt werden. Der Unterlappen wird aber bald größer, als der Oberlappen. Schon bei dem dritten Blatt ist dies deutlich, die Umrisse der Blattlappen sind hier punktiert eingezeichnet und auch der Querschnitt des Segments zeigt, daß der die Unterlappen bildende Teil drei, der den Oberlappen bildende zwei Zellen aufweist. Ebenso ist klar, daß die Vergrößerung des Blattunterlappens beruht auf einem stärkeren Wachstum der unteren Hälften der Stengelflanken, also begründet ist in den Eigenschaften der Sproßachse, die dann sekundär auch an den Blättern zum Ausdruck gelangen. An der Stelle, wo der Unterlappen dem Oberlappen angrenzt, bildet sich nun ein dorsaler Auswuchs, der hier, wie bei Blatt 4, als Hervorragung (*Fm*) kenntlich ist, bei Blatt 5 schon eine Querteilung erfahren hat, die bei Blatt 6 schon weiter gegangen ist und zur Bildung eines Flügels *F* geführt hat. Es entsteht dieser also an einem ganz bestimmten Ort. Er gehört eigentlich dem Unterlappen an, und man könnte, bildlich gesprochen, sagen, der Flügel entsteht dadurch, daß der mit dem Oberlappen vereinigte obere Rand des Unterlappens sich über die Fläche des letzteren hervorschiebt. Es entsteht so allerdings eine gewisse Ähnlichkeit mit der Blattbildung von Fissidens, aber sie ist, dem Unterschiede zwischen der Blattbildung bei Leber- und bei Laubmoosen entsprechend, doch keine so große, wie man zunächst wohl annehmen könnte. — Da der Flügel sehr früh angelegt wird, und das Blatt ein ausgesprochen basipetales Wachstum zeigt, so ist nicht zu verwundern, daß der Flügel bis zur Basis des Blattes reicht, und sich an den freien Oberrand des Blattunterlappens anschließt. Der Unterlappen wächst nun in seinem freien Teile (Fig. 65) noch bedeutend heran und zeigt an seinem Rande die oben erwähnten

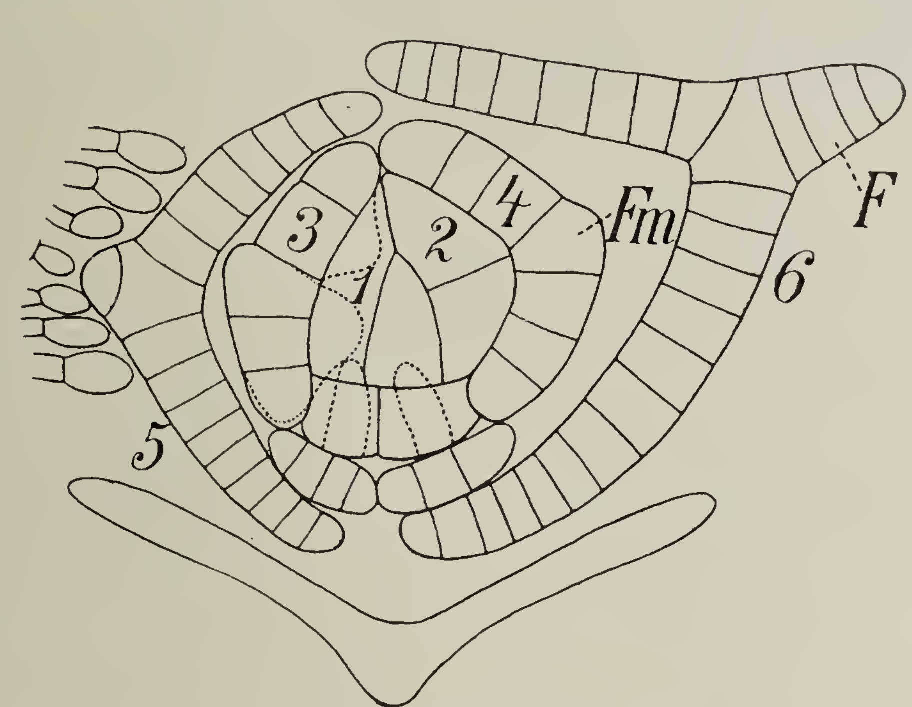


Fig. 66. Gottschea appendiculata. Sproßspitze von oben. Die seitlichen Blätter (ohne Rücksicht auf die Amphigastrien) ihrer Reihenfolge nach beziffert.

fiederartigen Auswüchse, die sich auch auf dem Flügel und den Amphigastrien (Fig. 67 *B*) vorfinden. Diese Auswüchse werden in gesetzmäßiger Weise angelegt, der Unterlappen wächst mit einer Scheitelzelle, von welcher durch Antiklinen Segmente abgeschnitten werden (Fig. 67). Jedes Segment bildet rechts und links einen Auswuchs, der zu einer Zellfläche wird und an seinem Rande weitere Auswüchse bilden kann. Übrigens sind diese Fiederlappen natürlich nur graduell von den Randauswüchsen anderer Lebermoosblätter unterschieden. Die Flügelbildung im Verein mit der Vergrößerung des Unterlappens bedingt, daß die assimilierende Fläche des Sprosses ohne erhebliche Verschiebung der Blattinsertion in einer Ebene ausgebreitet wird. Auch kleinere Lamellen treten an den Buchten des Unterlappens auf (Fig. 65), gleichfalls als nach unten gerichtete Vorsprünge, welche bei anderen Gottscheaarten mehr entwickelt sind. Wir sehen also, daß sämtliche Lamellen auf der Blattunterseite entspringen und sich je an einen freien Blattrand ansetzen. Da hier der Oberlappen des Blattes so sehr viel weniger entwickelt ist, als der sich in den Flügel fortsetzende Unterlappen, so ist leicht verständlich, daß H o o k e r[1]) zu folgender Darstellung gelangen konnte: „But here the leaves have the lesser lobe, not a continuation or expansion of the m a r g i n of the larger one, . . . but it actually grows out (if *I* may use the expression) of its superior surface", eine Anschauung, welcher ich mich, wie oben erwähnt, früher — aber mit Unrecht — angeschlossen habe. Dasselbe soll wohl auch die Bezeichnung „Dorsilobae" der „Synopsis hepaticarum" ausdrücken, welcher die Bearbeitung der Lebermoose in den „Nat. Pflanzenfamilien" folgt, wenn sie sagt, „der Oberlappen sei auf der Fläche des Unterlappens inseriert", eine Auffassung, die zwar das Verhalten des fertigen Zustandes wiedergibt, aber keinen Einblick in das Zustandekommen der eigenartigen Blattform gibt. Bei anderen Gottscheaarten, z. B. G. Thouarsii, ist die

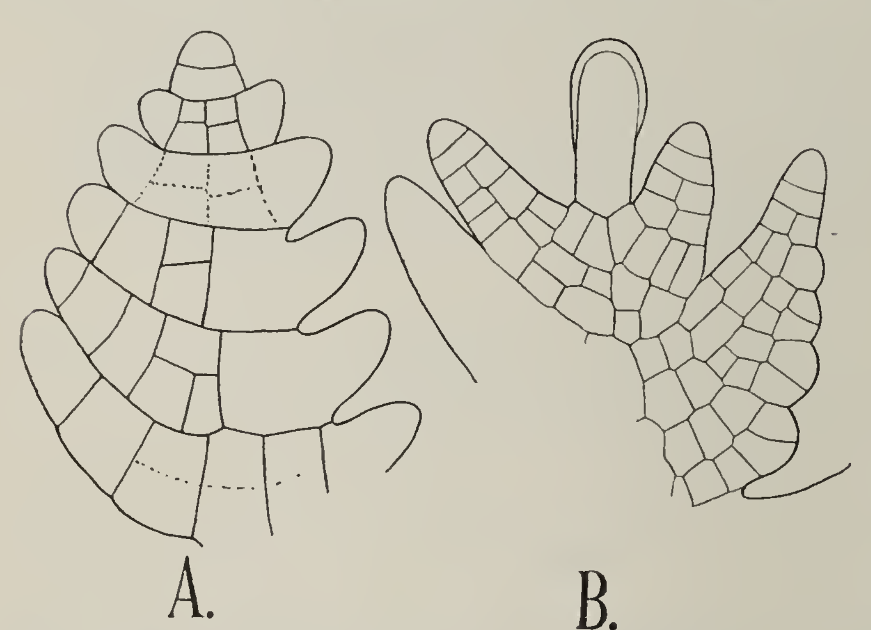


Fig. 67. G. appendiculata. A. Unterlappen eines Blattes im Jugendzustand. B. Spitze eines älteren Amphigastriumlappens mit terminaler Schleimpapille.

1) Musci exotici, Tab. XV.

Differenz beider Blattlappen eine weniger große, dafür aber der Flügel mehr entwickelt, dann hat das Blatt noch mehr Habitusähnlichkeit mit dem von Fissidens.

Die Blätter von G. appendiculata sind an ihrer Basis mehrschichtig, wie bei manchen anderen Gottscheaarten, namentlich Gottschea splachnophylla, welche ähnlich wie die antarktische G. pachyphylla die Sukkulentenform unter den foliosen Lebermoosen darstellt. Die Blätter können hier 8—10 Zellschichten dick werden, sie haben nur einen kurzen Flügel (Fig. 68). Ich traf G. splachnophylla auf dem Ben Nevis in Neuseeland. Die Pflanzen bieten namentlich dann, wenn ihre Blätter nicht flach ausgebreitet, sondern die Oberlappen aufwärts gerichtet sind, einen eigentümlichen, mehr an ein thalloses Lebermoos erinnernden Habitus, es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, daß die Wasserspeicherung hier wie sonst die Pflanze befähigt, auch in trockeneren Perioden ihr Dasein zu fristen.

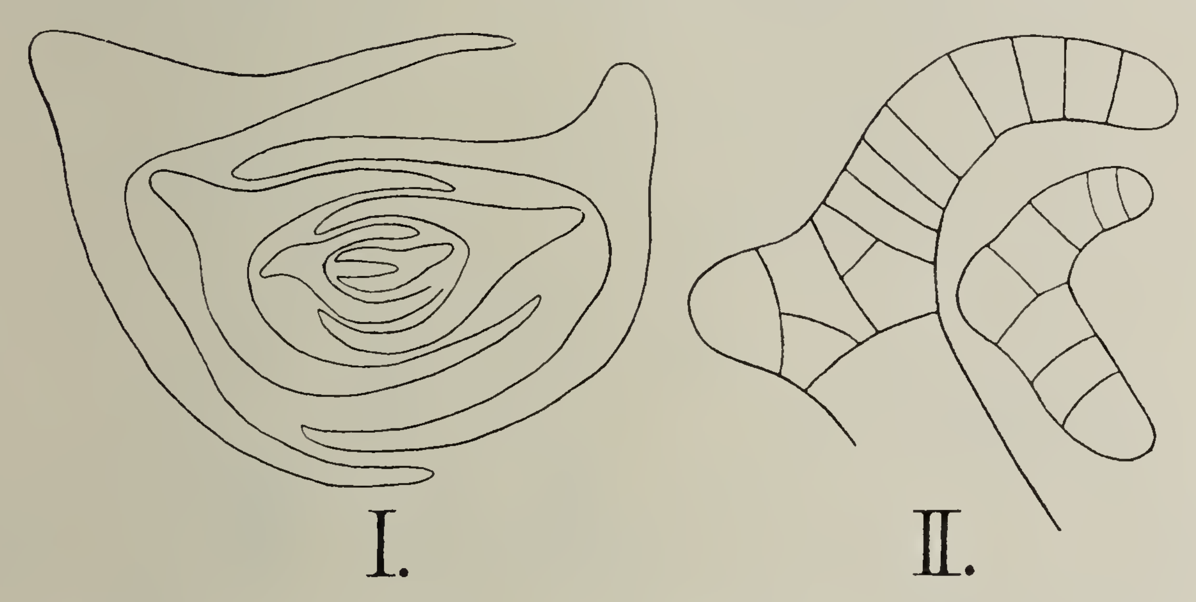


Fig. 68. Gottschea splachnophylla. I. Querschnitt durch eine Stammknospe so hoch geführt, daß die Amphigastrien nicht getroffen sind; II. zwei junge Blätter im Querschnitt.

Die Blattbildung einer anderen neuseeländischen Gottschea, welche ich als G. ciliata bestimmte, verdient hier gleichfalls eine Besprechung. Die Blätter sind am Rand mit Zellreihen besetzt, welche auf der Unterseite des Stämmchens so zahlreich sind, daß sie, wie Mitten[1]) mit Recht bemerkt, „give the ventral side of the stems a woolly appearance". Daß dies eine Schwammwirkung für Wasserfesthalten bedingt, braucht kaum bemerkt zu werden, ich kann in dieser Beziehung auf früher Gesagtes verweisen[2]).

Ein Querschnitt durch die Sproßspitze (Fig. 69, I) zeigt zunächst, daß die Flügelbildung ähnlich vor sich geht, wie sie oben für G. appendi-

1) In Hooker, Flora Novae-Zelandiae 1855, part II, pag. 151.

2) Goebel, Die Blattbildung bei den Lebermoosen. Flora 1893, Bd. XVII, pag. 30.

culata beschrieben wurde, daß also der Unterlappen sozusagen über die Fläche des Oberlappens herauswächst. Neu ist nur, daß der Oberlappen nach einiger Zeit dasselbe tut. Es bilden sich so zwei Flügel, die ursprünglich einander annähernd parallel, später divergieren und die Schwammwirkung bedeutend erhöhen. Vielfach ist zwischen sie ein Verbindungsstück eingeschaltet, dessen Entstehung aus der Abbildung wohl ohne weiteres ersichtlich ist. Wir sehen z. B. bei dem Blatte oben rechts,

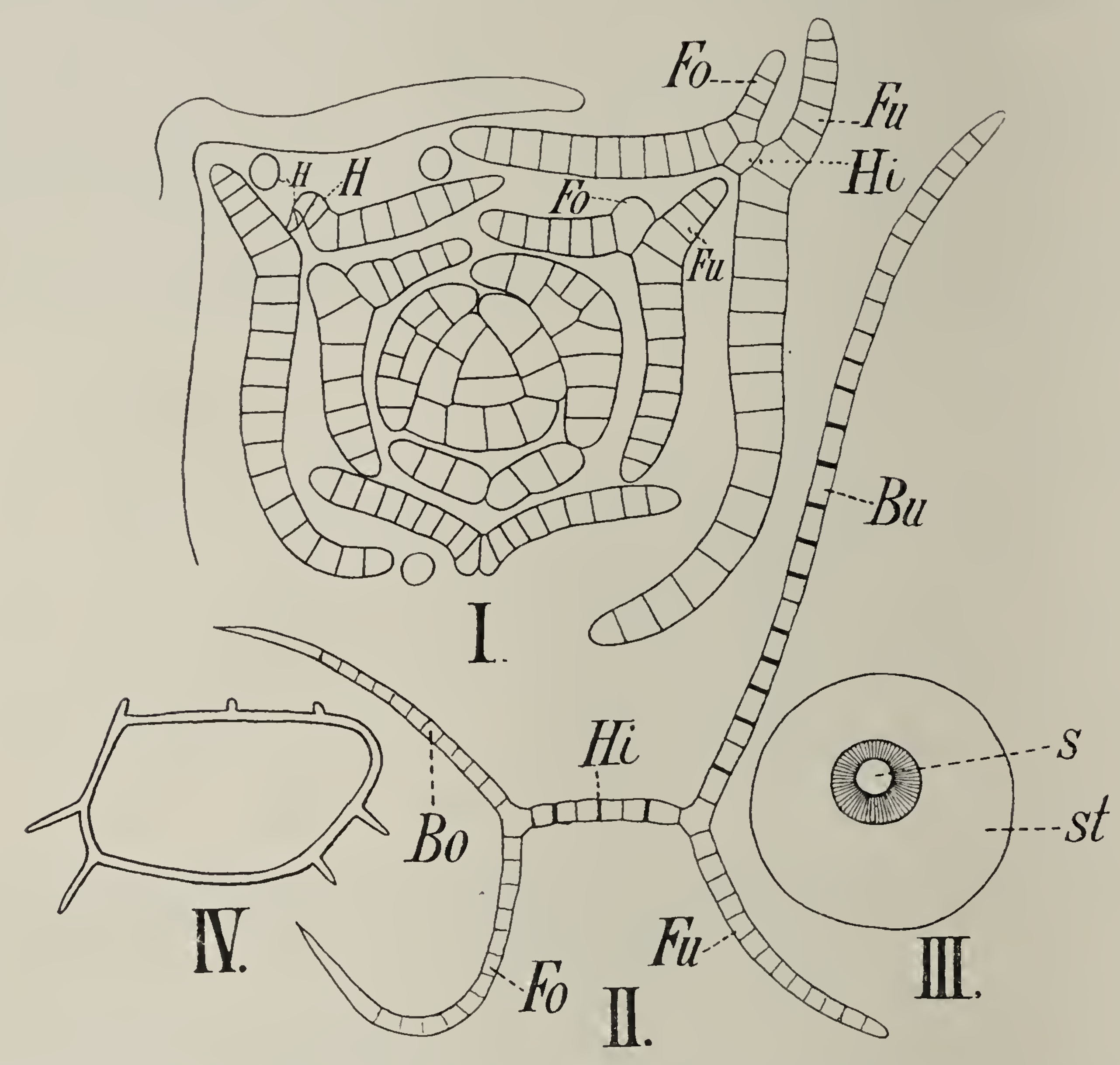


Fig. 69. Gottschea ciliata. I. Querschnitt der Stammknospe, *Fo* oberer, *Fu* unterer Flügel, *Hi* Verbindungsstück, *H* haarartige Auswüchse des Blattrandes. II. Altes Blatt im Querschnitt, *Bo* Blattober-, *Bu* Blattunterlappen. III. Querschnitt durch eine Sproßachse, in welche sich ein Embryo (*s*) eingebohrt hat; um ihn herum schraffiert ein Ring ausgesogener Zellen. IV. Querschnitt durch das Perigon.

daß von der sich über die Unterseite des Blattes hervorwölbenden Fläche *Fo* eine Zelle *Hi* abgeschnitten worden ist, die sich an der Flügelbildung nicht beteiligt, sondern ein Verbindungsstück zwischen den beiden Flügeln darstellt, das nun noch wachsen und sich teilen kann. So kommt der eigentümliche *H*-förmige Blattquerschnitt zustande, welcher in Fig. 69, II abgebildet ist.

Schiffner führt in seiner Bearbeitung der Lebermoose in Engler-Prantls „Nat. Pflanzenfamilien" noch eine „Sectio II complicatae" für

Gottschea an. Er ist darin der Gottsche'schen Synopsis hepaticarum gefolgt, hat aber übersehen, daß in diesem Buche selbst pag. 624 steht „deleatur subdivisio II complicatae, quia et hae species lobo revera dorsali gaudent". Zu dieser Pseudosektion würde eine andere neuseeländische Gottschea, die G. pinnatifida gehören. Die unrichtige Auffassung, welche über deren Blattbildung ursprünglich in der Synopsis gegeben wurde, ist vielleicht veranlaßt durch die Abbildung dieser Pflanze von Hooker in den „Musci exotici" Tab. 114. Hier ist nämlich von einem Flügel am Blatte nichts zu sehen. Er ist aber nur übersehen und zwar deshalb, weil er bei G. pinnatifida, nicht wie bei andern Gottschea-Arten, annähernd in die Ebene des Blattunterlappens fällt, sondern nach diesem herübergebogen mit ihm eine Art Röhre bildete (Fig. 70, I). Diese Röhre erscheint geeignet, der Blatt-

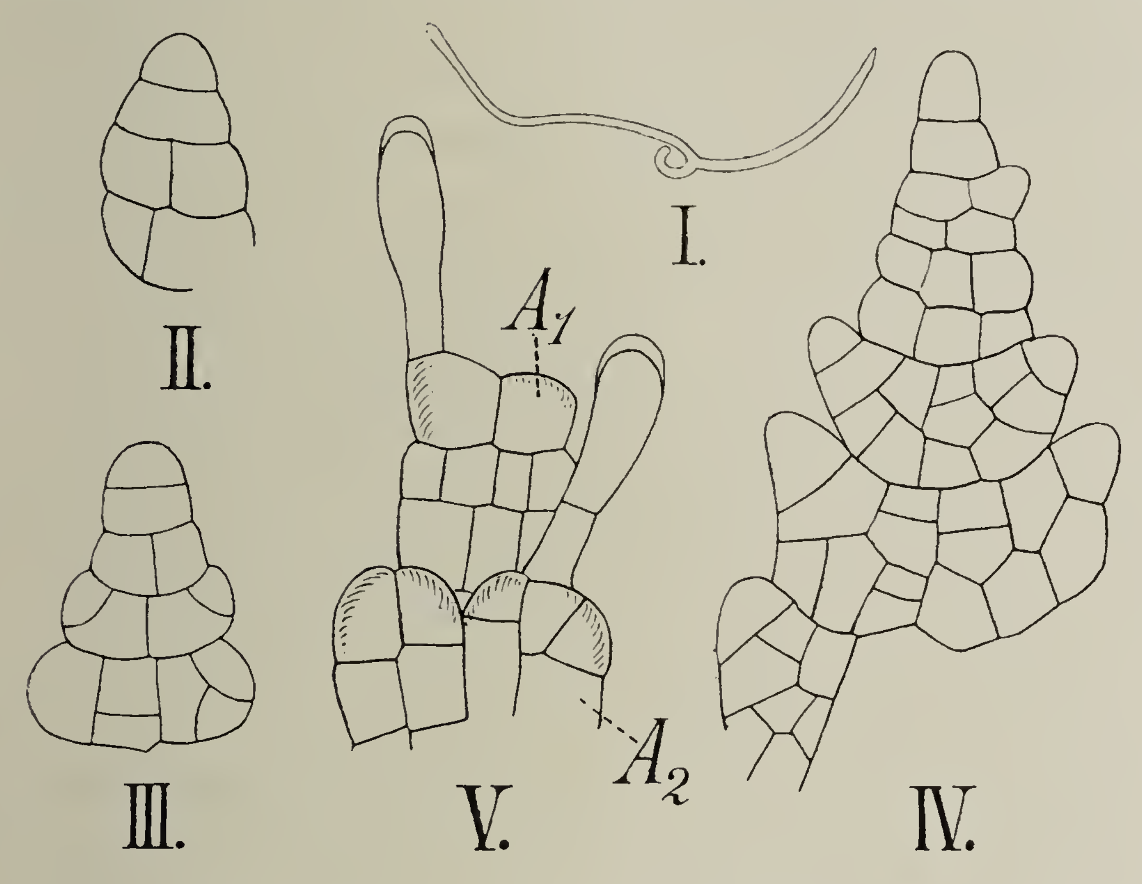


Fig. 70. Gottschea pinnatifida. I. Blattquerschnitt schwach vergr. II., III., IV. junge Blattunterlappen verschiedenen Alters. V. Unterseite eines Stämmchens, A_1, A_2 zwei Amphigastrien.

fläche von den kapillaren Hohlräumen an der Blattbasis aus Wasser zuzuleiten. Wegen dieser eigenartigen Gestalt ist der Flügel hier leicht zu übersehen. Breitet man aber ein Blatt aus und betrachtet es von der Unterseite, so sieht man sofort den mit Zähnen besetzten Flügel.

Die Amphigastrien sollen bei dieser Art fehlen. Sie sind indes vorhanden, aber allerdings in sehr reduziertem Zustande. Sie tragen nicht, wie die z. B. von G. appendiculata, zwei Schleimpapillen, sondern nur je eine, abwechselnd rechts und abwechselnd links (Fig. 70, V, A_1, A_2). Die Fläche der Amphigastrien erhebt sich nur ganz wenig über

die Sproßachse. Das Verkümmern der bei andern Gottschea-Arten so stattlich entwickelten Amphigastrien bei G. pinnatifida darf wohl mit der dichten Stellung der seitlichen Blätter in Beziehung gebracht werden, welche auch die Stammknospe dicht umhüllen.

Gottschea ist nicht die einzige Lebermoosgattung, welche Flügel zeigt. Wir finden dies als Parallelbildung auch bei der südamerikanischen Gattung Micropterygium[1]). Die Blätter haben einen der Mittellinie entspringenden Flügel, der aber bei den meisten Arten nicht bis zur Basis des Blattes hinabreicht (am weitesten bei den untersuchten Arten bei M. parvistipulum). Der Flügel entspringt hier, wie ich auch ohne Untersuchung der Entwicklungsgeschichte annehmen zu dürfen glaube, dem Oberlappen, denn Micropterygium gehört zu den epitrophen, nicht, wie Gottschea, zu den hypotrophen Lebermoosen.

Eine in systematischer und biologischer Hinsicht nicht uninteressante Eigentümlichkeit mancher Gottschea-Arten ist ihre reichliche Schleimbildung, sie erfolgt in einer Weise, welche bisher nur von Scapania bekannt war, wo Gottsche und Leitgeb das Vorkommen von blattachselständigen Schleimpapillen nachgewiesen haben. Leitgeb sagt[2]): „Hier finden sich, was sonst selten vorkommt, an vegetativen Sprossen in den Achseln der rückenständigen Hälften der Blätter eine Reihe von mehrzelligen Haaren"; bei Scap. nemorosa werden diese schließlich auf blättchenförmigen Schuppen emporgehoben. Nimmt man dazu, daß die Scopaniablätter am Grunde teilweise zweischichtig werden (also eine Annäherung an die am Grunde mehrschichtigen Gottschea-Blätter zeigen), so tritt eine Übereinstimmung mit Gottschea deutlich hervor. Denn hier kommen blattachselständige Schleimpapillen bei einigen Arten in besonders großer Zahl vor. So namentlich bei G. appendiculata, wo sie dicht gedrängt in den Achseln der Seitenblätter sich finden (Fig. 66 links).

Es mag dies mit der massigeren Entwicklung der Knospen anderen Formen gegenüber in Zusammenhang stehen, welche einen ausgiebigeren Schutz erfordert, und wohl auch mit dem feuchten Standort, an dem Arten wie z. B. G. appendiculata wachsen. Denn die von mir früher geäußerte Auffassung, daß der Schleim als Schutz gegen Wasser in Betracht kommt, halte ich nach wie vor aufrecht. Haberlandts[3]) Einwände kann ich nicht als stichhaltig betrachten. Er meint, der Schutz

1) Die Lebermoossystematik drückt dies, das entwicklungsgeschichtliche Verhalten geradezu umkehrend dahin aus, „Oberlappen viel größer durch eine weit intramarginale Naht mit dem Unterlappen verwachsen."

2) A. a. O., Bd. III, pag. 19.

3) Physiolog. Pflanzenanatomie, pag. 453.

gegen Auslaugung komme nicht in Betracht, denn darüber entscheide in erster Linie die Beschaffenheit der Plasmahäute. Eine Plasmahaut, welche direkt dem Wasser angrenzt, verhält sich aber eben anders als eine, die mit einer mit Schleim überzogenen Zellmembran bedeckt ist, zumal wenn es sich um eine jugendliche Zelle handelt und nur diese haben bei höheren Pflanzen Schleimüberzüge; übrigens wird auch die Plasmahaut ihre Eigenschaften wahrscheinlich erst allmählich gewinnen, in der jugendlichen Zelle also sich anders verhalten, als in der ausgewachsenen. Bei diesen kommt auch Haberlandts weiterer Einwand nicht in Betracht, daß der osmotische Eintritt von in Wasser gelösten Stoffen nach meiner Auffassung auch verlangsamt würde, „das wäre aber natürlich ein großer Nachteil". Die jugendlichen Zellen aber beziehen ihre gelösten Stoffe offenbar nicht von außen, sondern von benachbarten Zellen. Den weiteren Satz von Haberlandt „übrigens setzt ein so wasserreicher Schleimüberzug, wie er die Wasserpflanzen bedeckt, dem osmotischen Durchtritt gelöster Substanzen so gut wie gar keinen Widerstand entgegen", werde ich für richtig halten, wenn er experimentell bewiesen ist. Einstweilen wissen wir über die physikalischen Eigenschaften des Schleimes sehr wenig. Aber schon „Graham hat nachgewiesen, daß für gewisse Stoffe die Diffusion in Gallerte unmöglich oder doch sehr erschwert ist"[1]); Klebs hat gezeigt, daß Zygnemen in Wasser das giftige anorganische Stoffe gelöst enthielt, diese zwar in die Schleimhülle eingelagert werden, aber die Alge nicht schädigten, wenn sie zur rechten Zeit in reines Wasser gebracht wurde. Es sei ferner erinnert daran, daß die Eizellen von Fucus, von Moosen, Farnen etc. alle gegen den Zutritt von Wasser durch Schleim geschützt sind, obwohl hier doch z. B. kein „Gleitmechanismus" in Betracht kommen kann, welcher von Hunger z. B. als Funktion des Schleimes betrachtet wird. Gewiß muß die Frage weiter experimentell verfolgt werden, aber die Beobachtungen an Pflanzen, welche im Wasser oder an feuchten Standorten leben, legen meine Auffassung nahe, und ich kann nicht finden, daß sie bis jetzt als eine unhaltbare erwiesen worden wäre.

Endlich mag noch eine andere Beobachtung betreffs der Vegetationsorgane von Gottschea hier Platz finden.

Es galt bisher als ein allgemein gültiger Satz der, daß die Lebermoose einzellige, die Laubmoose aus Zellreihen bestehende Rhizoiden haben.

An der Keimpflanze einer — nicht bestimmbaren — Gottschea, wahrscheinlich G. ciliata, beobachtete ich zuerst, daß auch die Leber-

1) Vgl. Schröder, Über den Schleim und seine biologische Bedeutung. Biol. Centralblatt 1903, Bd. XXIII, pag. 457 ff.

moosrhizoiden die Fähigkeit haben, sich in Zellreihen zu verwandeln. Es fanden sich an der Basis der Pflanze eine ganze Anzahl von durch Quer- und Längswände geteilten Rhizoiden.

Dadurch aufmerksam gemacht, untersuchte ich auch die Rhizoidenstruktur älterer Pflanzen von G. ciliata. Sie sind sehr lang und violett gefärbt. Die Mehrzahl zeigen innerhalb der dickeren äußeren Wände zarte Teilungswände. teils Längs-, teils Querwände (Fig. 71). Diese Teilungen fanden sich am Ende der Rhizoiden, teils solcher, welche das Substrat nicht erreicht, teils solcher. die gelappte Haftorgane

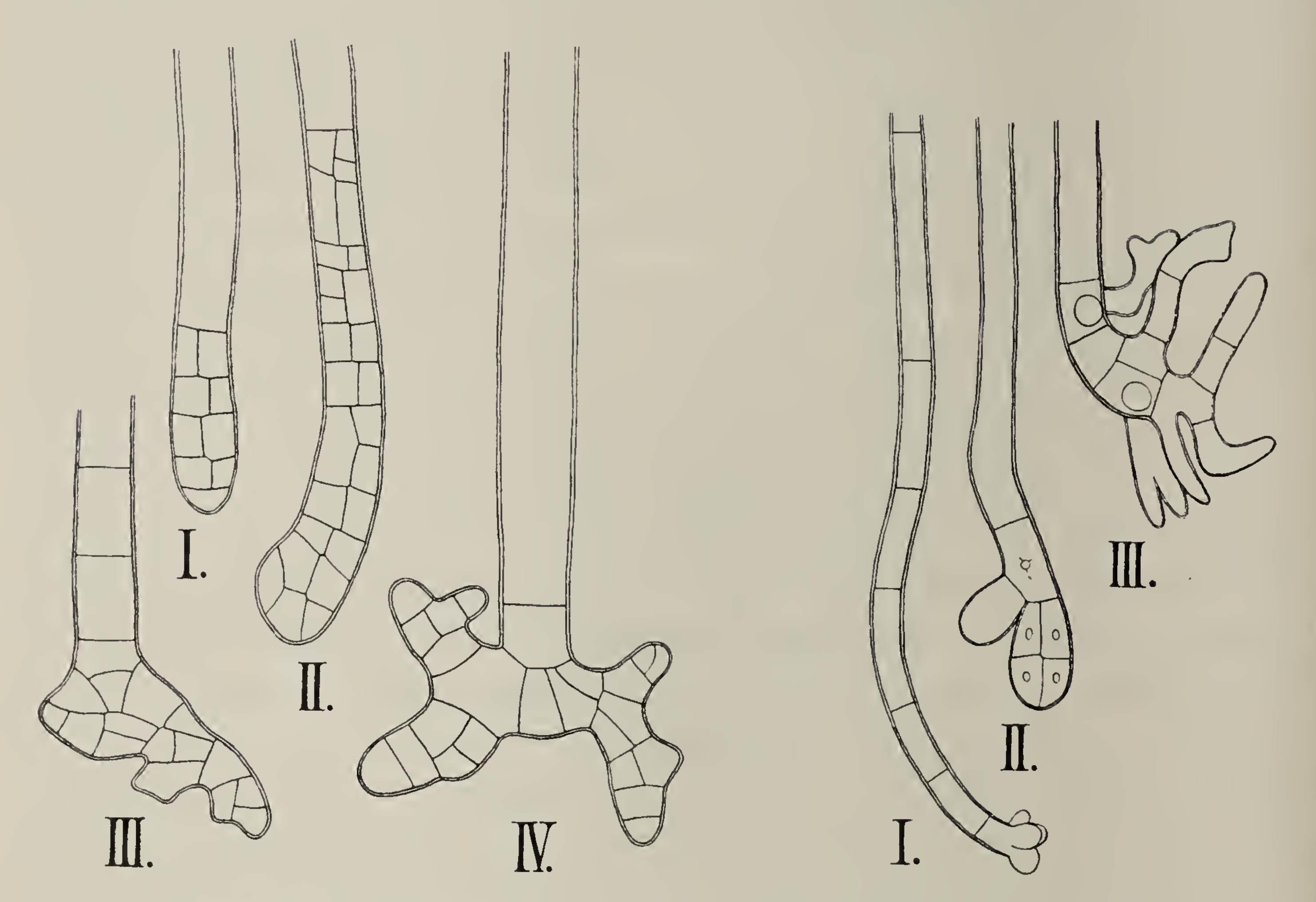


Fig. 71. Mehrzellige Rhizoidenden von Gottschea ciliata.

Fig. 72. Rhizoidenden. I. u. III. Gottschea Blumei. II. G. splachnophylla.

gebildet hatten (Fig. 71, IV); es waren dadurch Zellkörper entstanden von sehr eigentümlichem Aussehen.

Es fragt sich nun zunächst, sind diese — an allen von mir untersuchten Exemplaren gefundenen — Rhizoidenteilungen normale oder pathologische Bildungen? Daß sie etwa von den in den Gottschea-Rhizoiden (wie in denen vieler anderer clioser Lebermoose) vorkommenden Pilzinfektionen herrühren sollten, scheint mir sehr unwahrscheinlich, wenigstens reagieren, soweit wir wissen, keine andern Lebermoosrhizoiden, welche diese Pilzinfektion zeigen, in dieser Weise. Auch habe ich Pilzhyphen in den mehrzelligen Teilen der Rhizoiden nicht immer nachweisen können. Eher könnte man an chytridienartige Organismen denken.

Kugelige Körper, welche im Innern der Zellen sowohl des Endteils der Rhizoiden als auch in dem röhrenförmigen lagen, wurden mehrfach gesehen, ob sie aber zu einem chytridienähnlichen Organismus gehören, konnte nicht festgestellt werden. Es blieb zur Entscheidung darüber, ob ein normaler oder ein pathologischer Vorgang vorliege, namentlich auch der Vergleich anderer Formen übrig. Dieser ergab, daß sowohl G. appendiculata und G. splachnophylla als die in Java gesammelte G. Blumei, die in Süd-Georgien wachsende G. pachyphylla und die aus Chile stammende G. Berteroana gleichfalls mehrzellige Rhizoiden zeigen, wenngleich nicht alle Rhizoiden einer Pflanze die Teilungen aufweisen. Es konnte auch bei G. splachnophylla in jeder Zelle der mehrzelligen Körper am Ende der Rhizoiden ein Zellkern nachgewiesen werden. Während die Teilungen meist am Ende der Rhizoiden auftreten, gehen sie bei G. Blumei oft verhältnismäßig weit nach oben; es zeigen dann die Rhizoiden Reihen ziemlich langer Zellen; in den gelappten Enden der Rhizoiden sind die letzteren viel kürzer. Es liegt nun die Frage nahe, wie diese eigenartigen Rhizoidenbildungen biologisch und morphologisch aufzufassen seien, nachdem die Untersuchung ergeben hat, daß hier offenbar ein normaler bei vielen, vielleicht bei allen Gottschea-Arten nachzuweisender Vorgang vorliegt [1]).

Daß die Teilungen nur am Ende des Rhizoids auftreten, ist insofern verständlich, als dort das Protoplasma in größerer Menge als weiter oben vorhanden ist, und auch der Zellkern offenbar gewöhnlich in der Endregion des Rhizoids liegt.

An eine Aussteifung der Rhizoide durch die Wände, welche im Innern auftreten, wird man kaum denken können, da die Außenwände sehr derb, die Innenwände sehr zart sind. Eher kann man wohl die Teilungen mit der sehr beträchtlichen Länge der Rhizoiden in Verbindung bringen. Dienen diese, wie wohl anzunehmen ist, obwohl die Sproßachsen von Gottschea keinerlei besonderes Leitungsgewebe zeigen, nicht nur als Haftorgane, sondern auch zur Aufnahme von Aschenbestandteilen, so dürfte die Regulierung der Stoffaufnahme erleichtert sein, wenn der Plasmakörper in eine größere Anzahl getrennter osmotischer Systeme zerlegt ist, in denen auch jeweils verschiedene stoffliche Veränderungen vor sich gehen können, während der Stofftransport durch die sehr zarten Wände wohl rasch vor sich gehen kann. Diese werden hier um so wichtiger sein, als ein nennenswerter „Transpirations-

1) Zur Untersuchung empfiehlt es sich, die Rhizoiden in Eau de Javelle zu legen, die Teilungen sind dann meist leicht nachweisbar.

strom“ bei diesen Pflanzen nicht in Betracht kommt. Bei den Marchantieen, welche gleichfalls lange Rhizoiden haben, sind ganz andere Verhältnisse vorhanden, zumal die Rhizoiden hier nach Kamerling auch als tote Röhren funktionieren, während es sich bei denen von Gottschea um lebende Zellen, resp. Zellkomplexe handelt.

Diese biologische Deutung ist natürlich nur eine hypothetische Zurechtlegung, wenn jemand eine bessere weiß, will ich sie gerne aufgeben, und vermag auch die vielleicht auftretende Meinung nicht zu widerlegen, daß die Mehrzelligkeit der Rhizoiden funktionell überhaupt nicht von Bedeutung sei, aber vorerst ziehe ich eine funktionelle Deutung vor.

Was nun die morphologische Frage anbelangt, so wird man natürlich zunächst daran denken, daß durch den Nachweis mehrzelliger Rhizoiden bei Gottschea eine Annäherung an die mehrzelligen Rhizoiden bei den Laubmoosen gegeben sei. Indes sind die Unterschiede wohl beträchtlicher als die Übereinstimmungen. Die Schiefstellung der Querwände, wie sie für die Laubmoosrhizoiden charakteristisch ist, findet sich bei Gottschea nicht, von gelegentlichen unwesentlichen Fällen abgesehen. Andererseits bildet kein mir bekanntes Laubmoosrhizoid Zellkörper, wie sie am Ende der Gottschea-Rhizoiden nicht selten vorkommen. Phylogenetische Spekulationen ließen sich natürlich trotzdem daran knüpfen, aber ohne daß dabei derzeit etwas herauskäme. Gewiß ist es von Interesse, daß, wie die obige Beschreibung zeigt, auch Lebermoosrhizoiden die Fähigkeit der Zellteilung haben, welche bei den Laubmoosen stets in die Wirklichkeit tritt, aber mir scheint für die Lebermoose die Mehrzelligkeit der Rhizoiden ebenso von der Einzelligkeit abzuleiten zu sein, wie dies für die mehrzelligen Rhizoiden der Prothallien von Danaea angenommen wurde[1]). Brebner, welchem wir die Entdeckung mehrzelliger Rhizoiden bei Danaea simplicifolia verdanken, meint dagegen[2]): „It is possible this may be found to have phylogenetic importance, and strengthen the view that the Eusporangiate Ferns and the Mosses had a not very remote common ancestor.“ Nach Brebners Abbildung (a. a. O. pag. IX, Fig. 6) scheinen die Rhizoiden von Danaea simplicifolia denen anderer Farnprothallien gegenüber sich durch ihre Länge auszuzeichnen. Sollte sich dies durch Messungen bestätigen, so könnte hier für die Frage nach der Bedeutung der Mehrzelligkeit der Rhizoiden derselbe Gesichtspunkt geltend gemacht werden, wie er oben angedeutet wurde, ein Marattiaceenprothallium lebt zudem

1) Organographie, pag. 402.
2) Annals of botany, Vol. X, pag. 120.

wohl ziemlich unter denselben äußeren Bedingungen wie die hygrophilen Gottscheen. Die Auffindung derartiger Beziehungen scheint mir aussichtsvoller, als die von Brebner angedeutete phylogenetische Verwertung seiner Beobachtung.

Auch die Sporogonbildung bei Gottschea ist von Interesse, die darüber gemachten Angaben enthalten manches Irrtümliche. So sagt Schiffner[1]): „Ein echtes Perianthium ist ohne Zweifel vorhanden, da aber die Calyptra, die an ihrer Spitze die unbefruchteten Archegonien trägt, fast ihrer ganze Länge nach mit demselben verwachsen ist, so ist die so entstandene Umhüllung des jungen Sporogons an der Basis sehr fleischig und wurde früher für die ausgehöhlte Stengelspitze gehalten.“ Wir werden sehen, daß die hier gegebene Deutung der Erscheinungen unrichtig, die für unrichtig erklärte frühere Auffassung richtig ist. Mitten[2]) hatte sich schon früher gegen die Annahme eines „perforated stem“ gewandt, er meint, „it is not until after fertilization that the sterile[3]) ones are carried up by the combined growth of the leaves and calyptra: this explanation appears as natural as that which makes the pedicel descend into the axis of the stem to produce an involucrum“. Auch diese Mittensche Auffassung ist aber mit dem Tatbestand nicht im Einklang.



Fig. 73. Gottschea ciliata. Längsschnitt durch ein Stämmchen mit befruchtetem Archegon, *Cal.* Archegon-Calyptra.

Die Untersuchung ergab zunächst bei Gottschea ciliata, von welcher ich Pflanzen mit Embryonen sammelte, folgendes.

Die Archegonien stehen wie gewöhnlich auf dem Gipfel der Sproßachse, umgeben von einem Perianth, welches auf seiner Außenseite kleine, lamellenförmige Auswüchse zeigt (Fig. 69, IV). Nach der Befruchtung wächst aber nicht, wie das sonst der Fall ist, das Perianth stark heran, es bleibt vielmehr verhältnismäßig klein, dasselbe ist der Fall mit dem Archegonienbauchteil. Dieser wird zwar mehrschichtig und vergrößert sich, aber doch verhältnismäßig nur wenig. Der Embryo aber bohrt sich so tief in das Stengelgewebe ein, daß er vollständig

1) A. a. O., pag. 111.
2) A. a. O., pag. 150.
3) (archegonia).

in diesem verborgen liegt (Fig. 73 u. 74), während die sterilen Archegonien selbstverständlich ebensowenig eine Lagenveränderung erfahren, als das befruchtete. Ohne Zweifel wächst das Stengelgewebe unterhalb des befruchteten Archegoniums nach der Befruchtung noch in die Länge, aber Mittens Vorstellung, welche oben angeführt ist, ist keine haltbare.

Während hier ein Perianth nachweisbar war, war dies bei anderen untersuchten Arten nicht der Fall. Weder bei Gottschea appendiculata, von welcher Mitten ein „perfect involucrum ... formed by the union of the uppermost leaves and stipule when present" beschreibt, und Schiffner ein Perianth angibt und abbildet, noch bei G. splachnophylla und der (javanischen) G. Blumei habe ich mich von dem

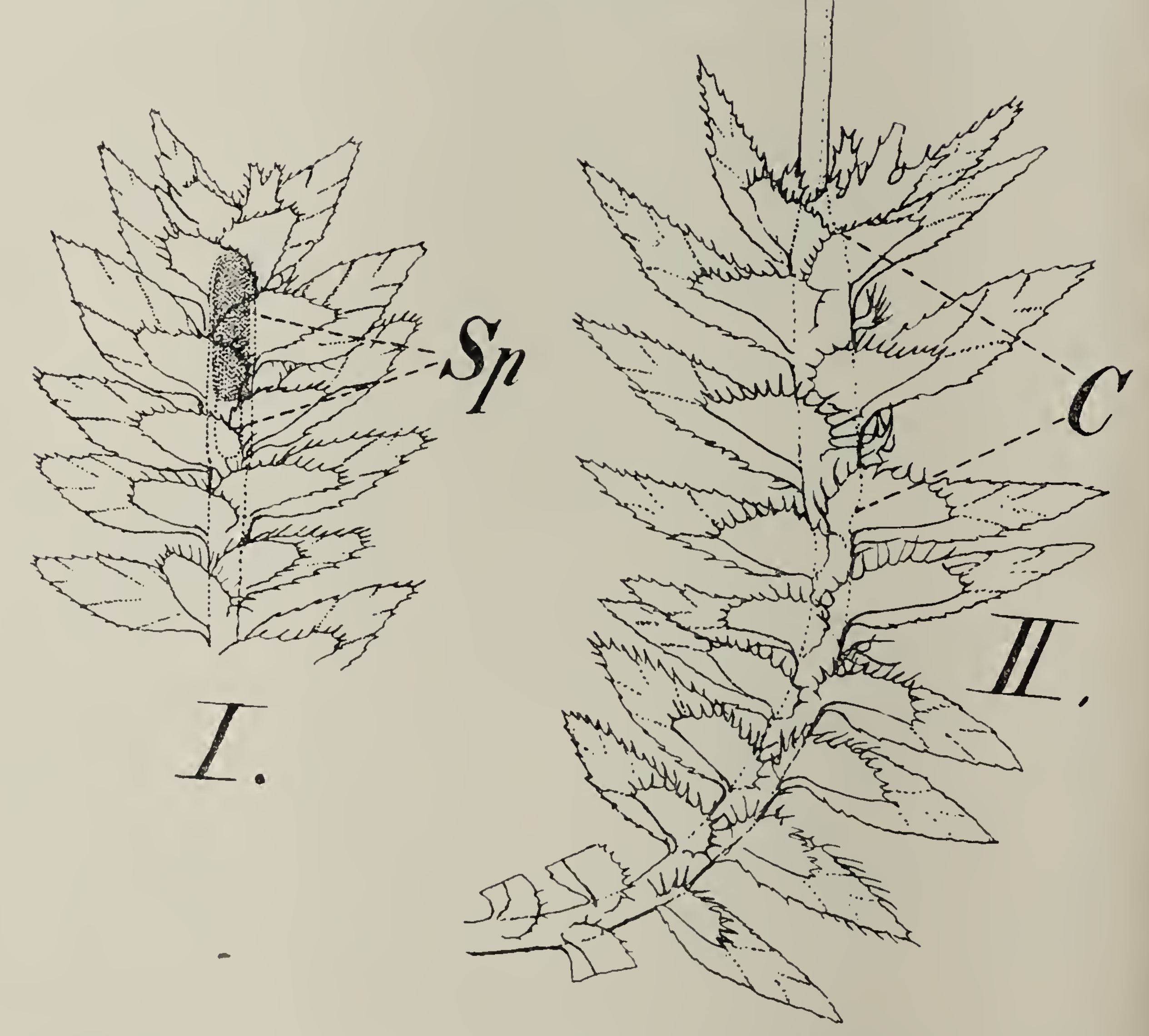


Fig. 74. Gottschea Blumei. I. Spitze einer Pflanze (von der Oberseite), es schimmert ein Sporogon hindurch, dessen Kapsel zwar schon ihre volle Ausbildung erreicht hat, dessen Sporogonstiel aber noch sehr kurz ist. II. Pflanze, deren Sporogon durch Streckung des Stieles herausgehoben ist. I. und II. 3fach vergr.

Vorhandensein eines vollständig geschlossenen Perianths überzeugen können. Bei G. Blumei (Fig. 77) sind die unterhalb der Archegoniengruppe stehenden Blätter zwar abweichend von den übrigen gestaltet (namentlich der Blattoberlappen stark vergrößert), aber die drei obersten Blätter sind nicht verwachsen, ein Perianth ist also nicht vorhanden. Da der Embryo bei allen untersuchten Gottschea-Arten sich tief in das Stengelgewebe einbohrt, so ist die Bezeichnung „coelocaules" in der Synopsis hepaticarum eine durchaus zutreffende. Man kann deutlich verfolgen, wie beim Einbohren des Sporogons die Zellen der Sproßachse sich voneinander loslösen, ausgesogen und desorganisiert werden. Es ist auch am untern Ende des Embryo ein besonderes Bohrorgan vorhanden, ausgezeichnet durch verdickte, wie gequollen erscheinende Zellwände. Dieses Bohrorgan ist aber offenbar der Hauptsache nach nicht mechanisch tätig, sondern scheidet Stoffe aus, welche auf das Sproßgewebe eine auflösende Wirkung ausüben. Man sieht es umgeben von ausgesogenen und aus dem Zusammenhang gelösten Zellen (Fig. 69, III). Bei Gottschea Blumei fand ich das untere Ende des Sporogons unter etwa 4 Blätter auf jeder Seite hinabgedrungen und das durch den Embryos ausgehöhlte Stengelgewebe (*C* Fig. 74, II) auf die Strecke von etwa 1 cm etwas angeschwollen. Bei G. appendiculata erreicht das hohle Stengelstück sogar die doppelte Länge, nur tritt es äußerlich wegen der beträchtlicheren Größe der Blätter nicht so deutlich hervor. Es ist klar, daß von ernährungsphysiologischen Vorgängen abgesehen der Embryo in dem Stengel, in den er sozusagen hinabschlüpft, einen vortrefflichen Schutz findet.

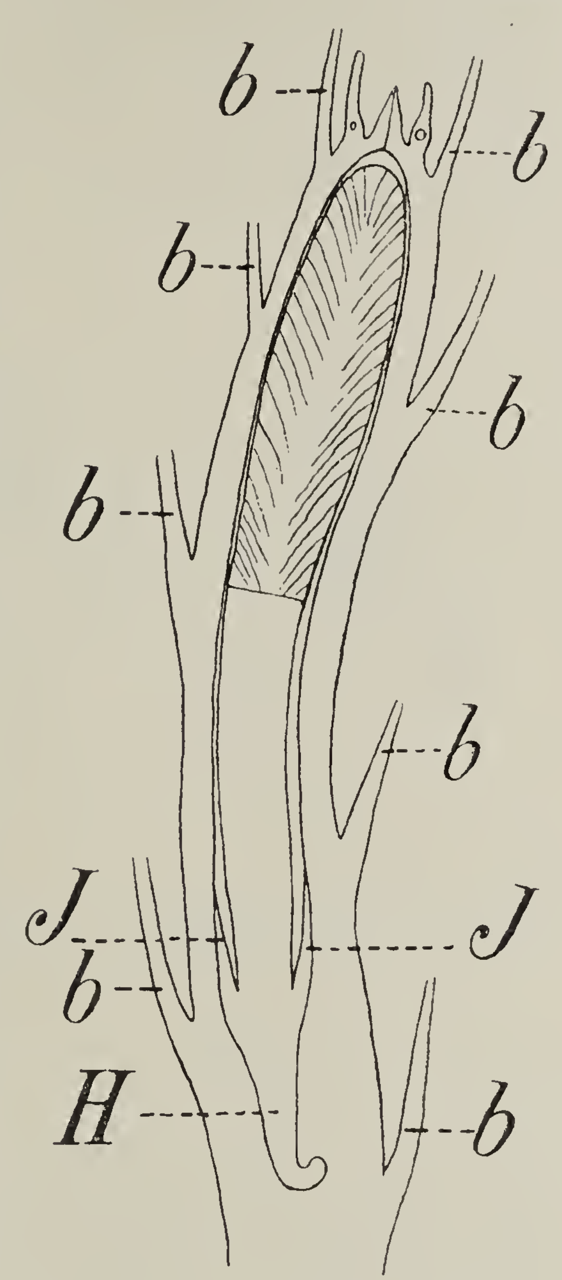


Fig. 75. Gottschea Blumei. Längsschnitt durch die Spitze eines ähnlichen Sprosses wie der in Fig. 73 I abgebildete. *b*, *b* Blätter, *H* Haustorium, *J* Haustorialkragen (Involucellum).

Dies spricht sich bei G. Blumei auch dadurch aus, daß die peripherischen Zellen der Sproßachse ihre Wände in der mittleren Region verdicken und so eine feste Scheide bilden. An einzelnen Stellen ist diese Verdickung eine ungemein starke (Fig. 76), wodurch offenbar

eine weitere Aussteifung der hohlen Stengelröhre zustande kommt. Bei G. appendiculata fand ich so starke Verdickungen nicht.

Einen Längsschnitt durch ein Stämmchen, in dessen Innern sich ein junges Sporogon befindet, zeigt Fig. 75; auch hier ist der „Fuß“ des Sporogons etwa vier Blattinsertionen tief vorgedrungen. Er ist stark entwickelt und zeigt nach oben einen dünnen, kragenförmigen Auswuchs. Dieser ist nichts anderes als das, was die Systematiker bei den Geokalyceen als „Involucellum“ bezeichnet haben, ein ebenso unpassender als überflüssiger Name; es handelt sich um nichts anderes als eine Oberflächenvergrößerung des Haustoriums, einen Haustorialkragen: es ist aber von besonderem Interesse, daß diese hier in ganz ähnlicher Weise sich vorfindet wie bei den „geokalyceen“ Jungermanniaceen, bei welchen das Sporogon gleichfalls in einer Röhre sich ausbildet. — Bemerkenswert ist auch die Anordnung der im reifen Zustande verhältnismäßig sehr breiten Elateren, welche in schief zur Oberfläche gerichteten Reihen von innen nach außen gerichtet sind (in der Fig. 75 durch Schraffierung angedeutet), sie sind aber nicht, wie z. B. bei Cephalozia, an der Sporogonwand befestigt. — Die Betrachtung eines solchen Stämmchens läßt, wie oben erwähnt, die Bezeichnung „coelocaules“ als eine sehr treffende erscheinen. Die von Mitten und Schiffner dieser Auffassung gegenüber versuchte Berichtigung ist um so unverständlicher, als ein tiefes Eindringen des Sporogons in das Sproßgewebe auch sonst bei foliosen Lebermoosen sich findet. So z. B. bei Jungermannia (Cephalozia bicuspidata [1]). Nur wächst hier auch das Perianth nach der Befruchtung viel

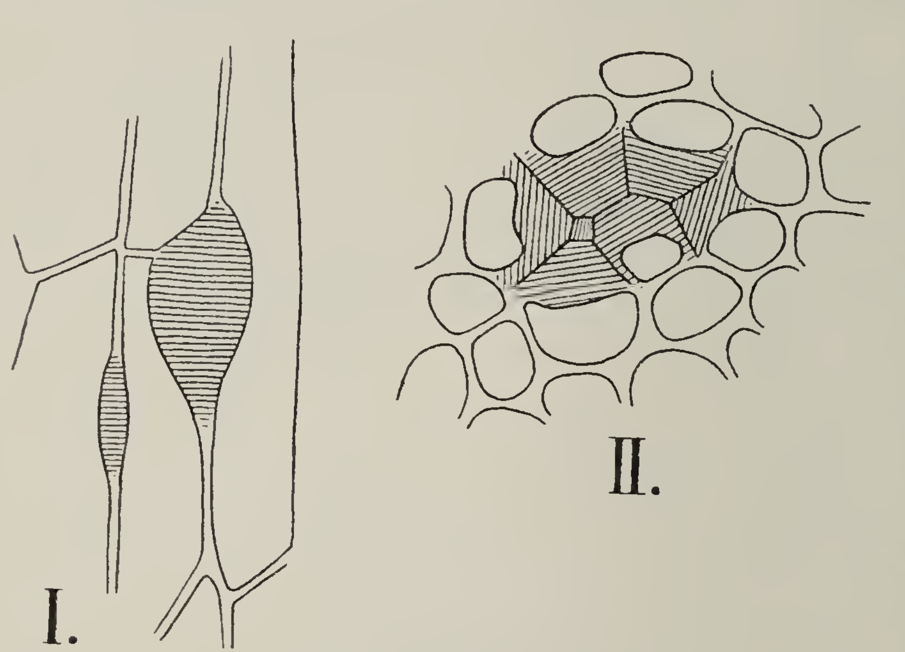


Fig. 76. Gottschea Blumei. Verdickte Zellwände der Stengelcalyptra im Quer- (II) und Längsschnitt (I).

1) Vgl. z. B. Fig. 215 in Goebel, Organographie, pag. 323. Schon Hofmeister (Vergl. Untersuchungen, pag. 41) hat erkannt, daß die Calyptra bald allein aus dem Archegonium hervorgeht (Frullania dilatata), bald (in ihrem untern Teile) durch „das aufwärts wuchernde Stengelgewebe“ gebildet wird. Bei Gottschea liegt also nur eine Steigerung eines auch sonst verbreiteten Verhaltens vor. Die Entwicklung, welche der Archegonienbauchteil erreicht, ist bei den einzelnen Gottschea-Arten verschieden. Relativ beträchtlich ist sie bei G. tuloides, auch bei G. Blumei stärker als bei G. ciliata.

stärker heran als bei Gottschea; es ist inkonsequent, daß Schiffner hier nicht auch eine Verwachsung der Calyptra mit dem Perianth annimmt.

Bei G. Blumei zeigte sich, daß das Sporogon sich nicht einfach in die unverändert bleibende Sproßachse hineinbohrt. Man sieht auf Längsschnitten durch Stämmchen, welche befruchtete Archegonien tragen (meist sind es deren zwei, aber nur ein Embryo entwickelt sich weiter), daß weit unterhalb des Embryo das Gewebe, welches er verdrängen

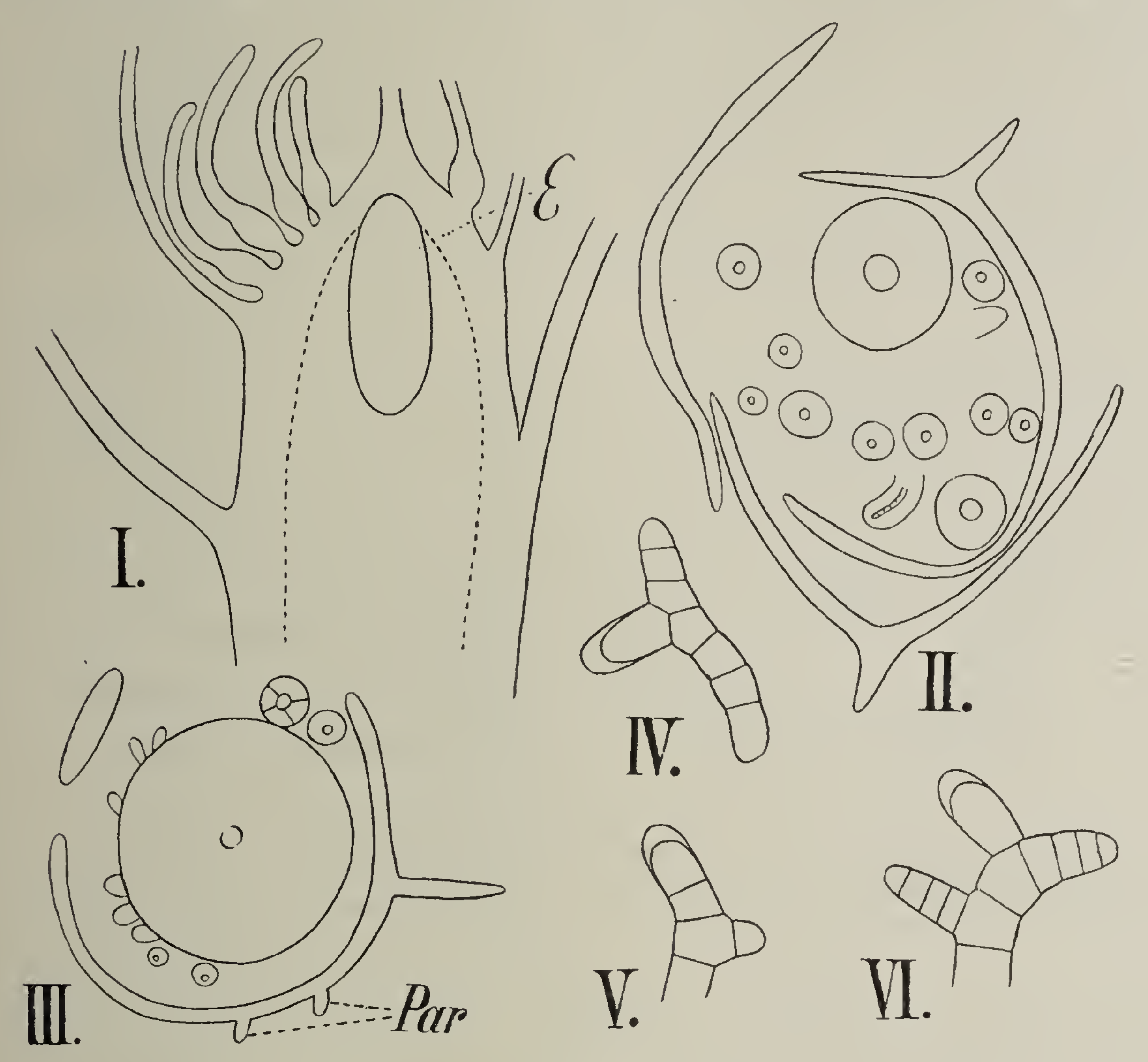


Fig. 77. Gottschea Blumei. I. Längsschnitt durch eine Sproßspitze mit befruchtetem Archegonium. Der Embryo (*E*) ist in das Verdrängungsgewebe hinabgedrungen, das er später ganz verdrängen wird (bis zu den punktierten Linien). II. Querschnitt und Blüte mit zwei befruchteten Archegonien. III. Tieferer Schnitt einer anderen Blüte. IV.—V. Paraphyllien mit Schleimzellen (in den Blattachseln befindlich).

wird, vorgebildet ist. Es ist sehr zartwandig und von dem peripherischen, welches dann den Embryo als schützende Hülle umgibt, deutlich verschieden. In dem letzteren treten jetzt schon an Stellen, welche noch weit vom Embryo entfernt sind, die Anfänge der oben erwähnten charakteristischen Wandverdickungen auf. Offenbar ist also der Vorgang der, daß infolge der Befruchtung hier (wie dies auch sonst bei Lebermoosen vorkommt) auf das embryonale Gewebe unterhalb des befruchteten Archegoniums ein Reiz ausgeübt wird, der es zu den er-

wähnten Differenzierungserscheinungen veranlaßt. Das Sporogon findet also seinen Weg in der Sproßachse schon vorgezeichnet. Zugleich ist dadurch verständlich gemacht, wie im Zusammenhang damit die sonst nach der Befruchtung eintretende Vergrößerung des Perianths — bei einer Anzahl von Arten selbst dessen Bildung — unterbleiben konnte. Nimmt man den Besitz eines Perianths als für die foliosen Lebermoose ursprünglich allgemein an, so würde man an eine im Laufe der phylogenetischen Entwicklung eingetretene korrelative Hemmung der Perianthentwicklung denken können. Indes sind die Entwicklungsreihen innerhalb der foliosen Lebermoose noch viel zu wenig bekannt, als daß wir darüber irgend etwas einigermaßen Sicheres aussagen könnten; die Anordnung, wie sie z. B. in den „Natürl. Pflanzenfamilien" gegeben ist, dürfte wohl kaum durchgehends eine bleibende sein.

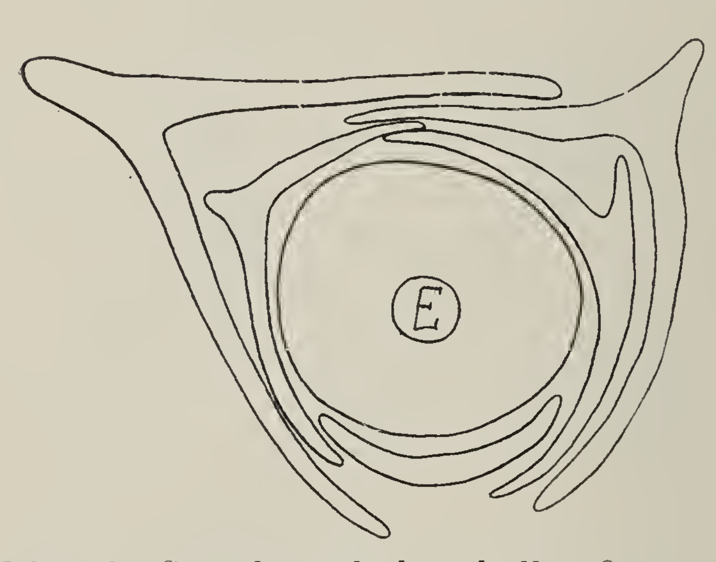


Fig. 78. Gottschea splachnophylla. Querschnitt eines Stämmchens, in welches ein Embryo (*E*) eingedrungen ist.

Eine sehr unerwartete Erscheinung war mir die, daß die Kapseln von G. splachnophylla einen Elaterenträger besitzen. Dieses merkwürdige Organ ist bis jetzt nur bekannt von den Kapseln einiger thalloser Lebermoose: Aneura[1]) und Metzgeria besitzen einen apikalen, Pellia hat einen basalen Elaterenträger. Der letztgenannten Gattung schließt sich G. splachnophylla insofern an[2]), als auch bei ihr der Elaterenträger aus der Basis der Kapsel entspringt. Er stellt einen schlanken Zellkörper dar, welcher in den untersuchten Kapseln nicht ganz die Hälfte der Kapsellänge erreicht (Fig. 79). Er besteht aus Zellen, welche kürzer und weiter sind, als die Elateren, und zwar stellenweise verdickte Membranen (Fig. 80, II), aber nicht die Schraubenbandverdickung der Elateren aufweisen. Am Rande des Elaterenträgers finden sich Zellen, welche den Übergang zu den Elateren bilden. Sie sind langgestreckt, aber kürzer und weiter als die Elateren und nähern sich diesen in der Art ihrer Wandverdickung, vielfach ragen sie auch vom Elaterenträger ausstrahlend in den Kapselraum hinein und sind dann also nur mit ihrem unteren

1) S. die Angaben u. Abbildungen in Goebel, Organographie, Bd. II, pag. 334 und die dort angeführte Literatur.

2) Selbstverständlich handelt es sich dabei nur um eine Analogie nicht um eine Homologie.

Ende mit dem Elaterenträger in Verbindung, zwischen diesen Hervorragungen des Elaterenträgers und namentlich an seinem oberen Ende sitzen freie, dem Elaterenträger nicht angewachsene Elateren.

Was die Funktion des Elaterenträgers anbetrifft, so habe ich leider nicht die Öffnung reifer Kapseln beobachten können. Doch ist wohl mit Sicherheit anzunehmen, daß der Elaterenträger — wie ich für die andern untersuchten Fälle nachzuweisen versucht habe — einerseits an der Nährstoffzufuhr in die junge Kapsel, andererseits an der Sporenausbreitung beteiligt ist. Für Pellia habe ich nachgewiesen (a. a. O. p. 324), daß der Elaterenträger eine allmähliche Ausstreuung der Sporen sichert, ob resp. in welcher Weise dies auch für G. splachnophylla zutrifft, kann nur durch die Beobachtung reifer Kapseln ermittelt werden.

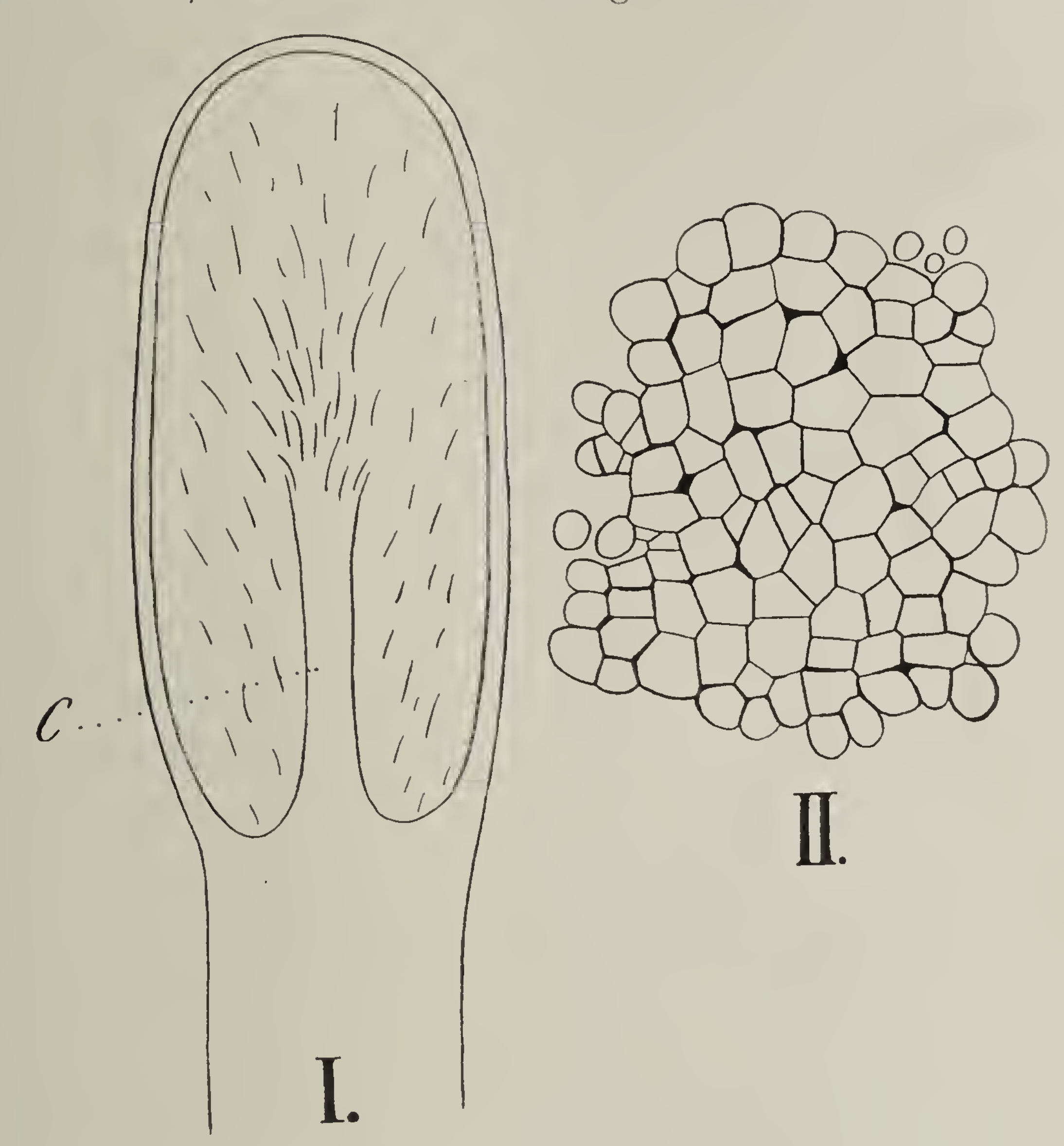


Fig. 79 u. 80. I. Längsschnitt durch eine Kapsel von Gottschea splachnophylla. *C* Elaterenträger. II. (stärker vergr. als I.) Querschnitt durch den Elaterenträger.

Die Frage, ob es noch andere mit Elaterenträgern versehene Gottschea-Arten gibt (z. B. die mit G. splachnophylla offenbar nahe verwandte G. pachyphylla) und ob diese etwa als besondere Gattung abzutrennen seien, muß ich den Hepatikologen zur Entscheidung überlassen, es ist ja schließlich gleichgültig, ob man die mit Elaterenträgern versehenen Arten als eine Sektion der Gattung Gottschea, mit der sie sonst übereinstimmen, oder als eine besondere Gattung betrachtet.

2. Über Lebermoose mit Paraphyllien.

In der Organographie (pag. 283) habe ich Paraphyllien, d. h. chlorophyllhaltige, zuweilen blattähnlich ausgebildete, zwischen den

Blättern aus der Stammoberfläche hervorgehende Sprossungen nur für zwei foliose Lebermoosgattungen, Trichocolea und Stephaniella, angeführt; betreffs ihrer Funktion möchte ich auf das dort Gesagte verweisen. Es war mir dabei entgangen, daß Gottsche (Synopsis Hepaticarum pag. 19) von Gottschea Blumii anführt „caulis foliolis exiguis setaceo-palmatifidis pinnatifidisve inter folia et amphigastria conspersus". Gottsches Angabe fand ich, wie nicht anders zu erwarten war, bestätigt, die Paraphyllien finden sich teils als Zellreihen, teils als kleine Zellflächen, teils auf den Flanken der Stämmchen (namentlich auch in der Achsel der Seitenblätter), teils auf der Unterseite. Sie sind zwar nicht dicht gedrängt, so daß von einer Schwammwirkung meist nicht die Rede sein kann, aber die lang ausgezogene Gestalt der Paraphyllien wird sie geeignet machen, Wassertropfen festzuhalten, ihre Assimilationstätigkeit dürfte gegenüber der der Blätter nicht sehr in das Gewicht fallen.

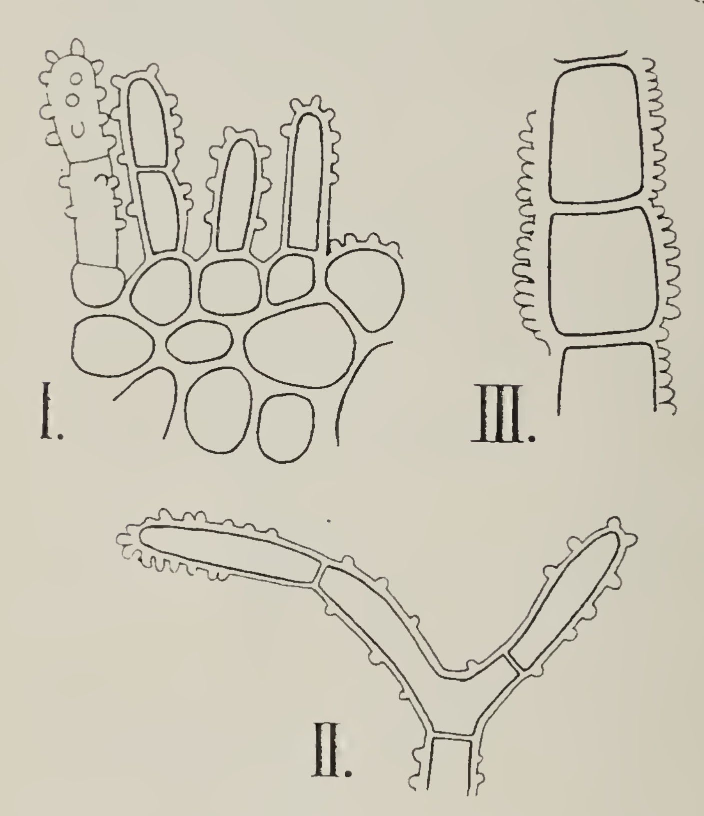


Fig. 81. Marsupidium setulosum. I. Stück eines Querschnitts der Sproßoberseite mit Paraphyllien. II. Paraphyllium der Sproßunterseite. III. Stück eines Blattquerschnittes.

In besonders auffallender Weise sind Paraphyllien vorhanden bei einem Lebermoose, das mit Mittens Gymnanthe setulosa identisch ist (Mitten a. a. O., pag. 144, Tab. XCIX, Fig. 5) und neuerdings als Marsupidium setulosum bezeichnet wird. Ich sammelte die Pflanze in Neuseeland, leider nur steril, die Fruktifikation scheint überhaupt nicht bekannt zu sein. Die Blätter zeigen eine Eigentümlichkeit, welche bei den Laubmoosen weit verbreitet, bei den Lebermoosen dagegen offenbar sehr vereinzelt ist. Die Zellwände sind nämlich sowohl auf der Ober- als der Unterseite mit zentrifugalen Wandverdickungen versehen, welche geeignet sind, Wasser festzuhalten (Fig. 81, III). Es kommt dies hier um so mehr in Betracht, als die Blätter irgendwelche Einrichtungen nach der Art von Wassersäcken, wie sie sonst in so mannigfaltiger Gestaltung auftreten, nicht besitzen. Auch die Stämmchen sind nun in vorzüglicher Weise dazu eingerichtet, Wasser anzusaugen. Die Oberfläche ist nämlich dicht bedeckt mit Paraphyllien, welche auf der Unterseite länger sind, als auf der Oberseite, auf ersterer sind die Paraphyllien teils einfache Zellschläuche, teils Zellreihen (Fig. 81, I), auf

letzterer sind sie länger und verzweigt (Fig. 81, II). Die Standorte des Lebermooses (trockene Felsen) stimmen mit dem kurz geschilderten Bau überein. Ein derartiger Bau läßt uns verständlich erscheinen, wie ein so sonderbares Gestaltungsverhältnis zustandekommen kann, wie es sich bei Stephaniella paraphyllina findet, bei welcher die Blätter nur noch als schützende Hüllen um die chlorophyllhaltigen Paraphyllien, nicht mehr als Assimilationsorgane in Betracht kommen. Sind einmal Paraphyllien vorhanden, so läßt sich leicht verstehen, daß eine Verminderung und schließlich das Verschwinden des Chlorophyllgehaltes in den Blättern (wie wir sie auch in den Blattspitzen mancher „xerophiler" Laubmoose, z. B. Bryum argenteum vorfinden) eine Vermehrung des Chlorophyllgehaltes der Paraphyllien bedingt, die dann allein als Assimilationsorgane übrig bleiben. Da sie durch ihre Schwammwirkung eine viel günstigere Wasserversorgung als die Blätter haben, so ist die ganze Einrichtung eine für ein zeitweilig trockene Standorte bewohnendes Lebermoos ungemein vorteilhafte.

Sehr zahlreiche und große Paraphyllien besitzt auch Chandonanthus squarrosus, welche ich an „Arthurs Pass" sammelte. Die Paraphyllien sind hier teils lange Zellreihen, teils Zellflächen. Daß die Pflanze zeitweilig Austrocknung zu ertragen vermag, zeigt auch ihr anatomischer Bau (z. B. die Dickwandigkeit der Blattzellen und der Sporenhülle). Erwähnenswert ist, daß Paraphyllien auch an der Außenseite des Perianths entspringen (Fig. 82) und zwar an dessen Basis. Die Abbildung zeigt, daß sich hier nur der „Fuß" des Embryos in das Stengelgewebe einbohrt.

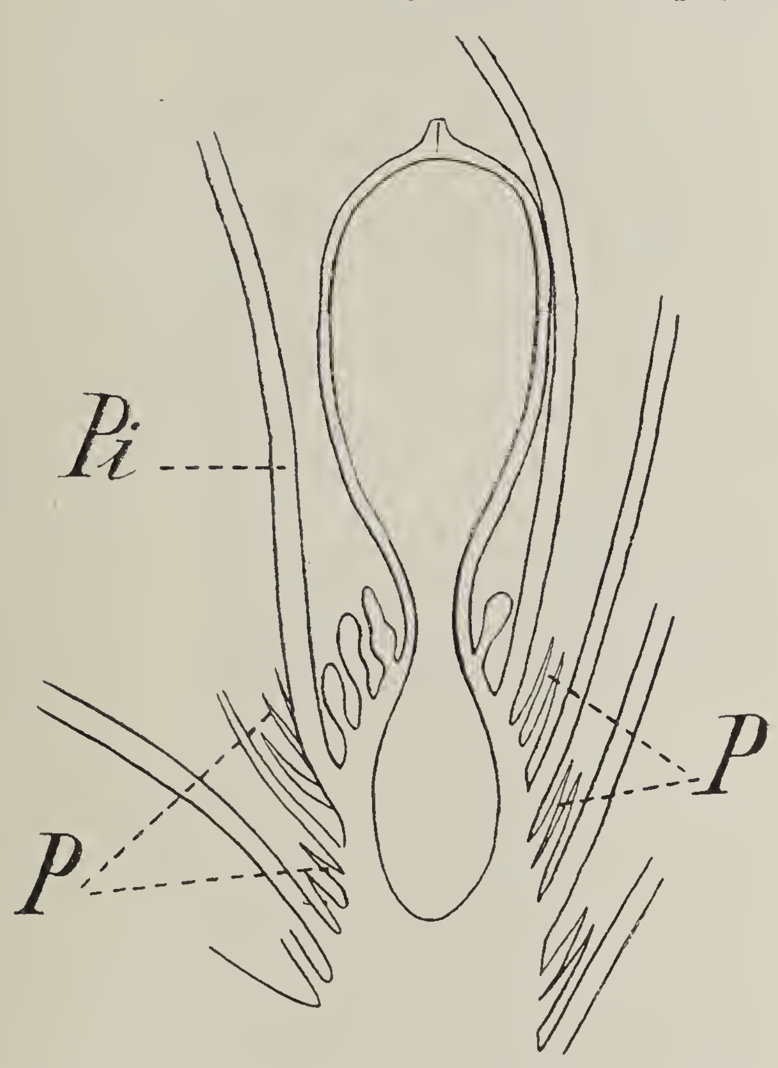


Fig. 82. Chandonanthus squarrosus. Längsschnitt durch die Spitze eines Sprosses, im befruchteten Archegonium ein großer Embryo. *Pi* Perianth, *P* Paraphyllien.

Daß auch hygrophile Lebermoose wie Trichocolea mit Paraphyllien ausgerüstet sind, ist kein Widerspruch gegen die oben vorgetragene Auffassung, wonach die Bedeutung der Paraphyllien einerseits in einer Vergrößerung der assimilierenden Oberfläche, namentlich aber auch in

ihrer Schwammwirkung bestehe, denn nicht nur sind hygrophile Formen meist viel empfindlicher gegen Austrocknung, sondern es kommt auch, wie früher ausgeführt, in Betracht, daß sie vielfach nur auf nährstoffarmes Wasser angewiesen sind.

Für Trichocolea habe ich früher[1]) darauf hingewiesen, daß die Behauptung[2]), die Calyptra sei „an der Basis oder selbst bis zur Spitze mit den sterilen Archegonien und mit den fein zerteilten Involucralblättern besetzt", auf einem Mißverständnis beruht, es handelt sich der Hauptsache nach nicht um Involucralblätter, sondern um Paraphyllien, welche auf der Sproßachse stehen, in welche sich das Sporogon einbohrt, ganz ähnlich, wie wir dies bei Gottschea gesehen haben. Ebenso liegen nun die Verhältnisse offenbar auch bei anderen Gattungen, speziell bei Polyotus und Lepicolea[3]). Zu den merkwürdigsten foliosen Lebermoosen gehört die Gattung Polyotus (neuerdings als Lepidolaena bezeichnet), weil sie Wassersäcke nicht nur an den Seitenblättern, sondern auch an den Amphigastrien trägt. Daß die vegetativen Sprosse demgemäß keine Paraphyllien besitzen, ist leicht verständlich; die Unterseite des P. claviger mit ihren oft dunkelgefärbten Wassersäcken bietet einen höchst eigentümlichen Anblick dar.

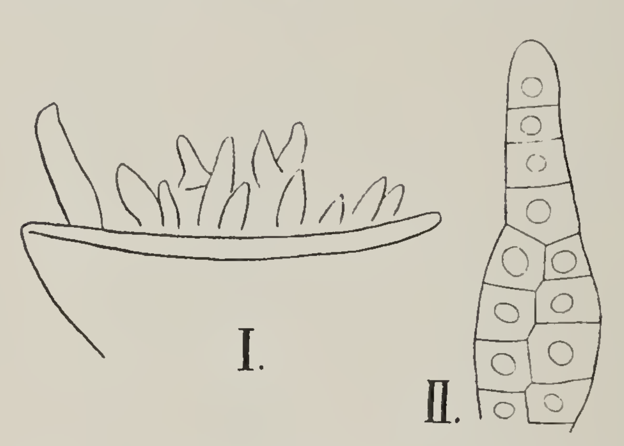


Fig. 83. Lepicolea attenuata. I. Stück einer Sproßoberfläche, das Perichätialblatt ist entfernt, in dessen Achsel schuppenförmige Paraphyllien. II. Paraphyllium stärker vergr.

Die Gestaltung der Sporogonhüllen schildert Hooker[4]) folgendermaßen: „Perichaetialia (— folia —) calycem omnino obtegentia, parva oblonga integerrima." Auch Gottsche vertritt in der Synopsis Hepaticarum (pag. 244) dieselbe Auffassung, fügt aber einige wichtige Beobachtungen hinzu. Er sagt: „In flore conus solidus foliis multis minutisque, illis postea involucro insidentibus omnino similibus, circumdatus 12—18 pistilla fert" und fährt später fort „caulis enim cum illis foliis perichaetialibus rudimentariis crescit, dum apicem, torum genitalem ferentem, sursum tollit foliorumque internodia extenduntur, pistillum foecundatum autem in caulis gremium descendit, torumque genitalem pene-

1) Organographie, pag. 1313.

2) Schiffner, a. a. O., pag. 111.

3) Schon Mitten hat (a. a. O., pag. 151) auf die Übereinstimmung zwischen dem „involucrum" von Gottschea mit dem von Polyotus, Sendtnera und Trichocolea hingewiesen.

4) Musci exotici, Bd. I, Tab. LXX.

trat, quod dissectionibus facile probatur." . . . . „Inde involucrum concretione calyptrae et partis caulis cum foliolis ex eo nascentibus formatur et in ejus apice, aeque ac in Trichocolea, pistilla abortiva, quae inter folia summa, perianthii os, aeque ac in Gottscheis, simulantia, observari licet."

Diese Auffassung war zu der Zeit, als Hooker und Gottsche ihre wertvollen Arbeiten veröffentlichten, gewiß berechtigt. Aber befremden muß es, wenn wir sie auch, nachdem die Entwicklungsgeschichte der Lebermoose durch Leitgeb eine so gründliche Bearbeitung erfahren hatte, in neuerer Zeit wieder vorgetragen finden. In den „Natürl. Pflanzenfamilien" heißt es bei Lepidolaena, pag. 109 (Polyotus): „♀ Blütenstand auf kurzem Seitenast, Involucrum vielblättrig, Perianthium O. Calyptra bis fast zu der mit den sterilen Archegonien gekrönten Spitze mit den Basen der Involucralblätter verwachsen". Sieht man aber die Verhältnisse genauer an, so wird eine solche Deutung als im Widerspruch mit allem, was wir sonst über die Blattbildung bei den Lebermoosen wissen, stehend erscheinen. Wo Perichaetial- resp. Involucralblätter vorkommen, weichen diese nur durch ihre Gestalt und Größe von den übrigen Blättern ab, nicht aber — soweit wir bis jetzt wissen — durch ihre Stellung, welche bei allen Lebermoosen eine streng gesetzmäßige, durch die Segmentierung der Scheitelzelle bedingte ist. Betrachten wir aber die Oberfläche der „Calyptra" von Polyotus claviger (Fig. 84), so sehen wir sie bedeckt mit zahlreichen Blättchen und teilweise Zellreihen (manche nur aus drei Zellen bestehend), welche keinerlei gesetzmäßige Anordnung zeigen, und in viel größerer



Fig. 84. Polyotus claviger. Sproßcalyptra von außen.

Zahl auftreten, als die Blätter. An dem von mir gesammelten Material waren nur unbefruchtete „Blüten" und alte Hüllen, aus denen die Sporogonien ausgetreten waren, vorhanden. Trotzdem glaube ich, daß sich die Entstehung des Ganzen mit einiger Sicherheit überblicken läßt. Die Archegonien bilden eine Gruppe an der Sproßspitze, und zwar kommt der archegonientragende Sproßteil meinen Wahrnehmungen zufolge nur durch Übergipfelung in scheinbar seitliche Stellung, er ist also nicht ein kurzer Seitenast, wie Schiffner annimmt, sondern Polyotus stimmt mit den verwandten Gattungen, z. B. Trichocolea, darin überein, daß die Blüten die Hauptachsen abschließen, worauf übrigens auch die von Schiffner wiedergegebene Hookersche Abbildung von P. magellanicus hindeutet. Unterhalb der Archegoniengruppe befinden sich einige Perichätialblätter und oberhalb dieser die Anlagen von Paraphyllien. Denn als Paraphyllien betrachte ich die Mehrzahl der Auswüchse auf der „Hülle". Man könnte zwar annehmen, es trete eine Vermehrung der Blätter ein, indem aus einer Segmentoberfläche nicht ein, sondern mehrere Blätter entstünden. Einen analogen Vorgang habe ich für die Blätter in den Blütenständen von Typha früher beschrieben. Ein ähnliches Verhalten ist bei Polyotus um so wahrscheinlicher, als man auf der Calyptra nicht selten tief gespaltene Blätter, in Querreihen angeordnet, findet, die in Fig. 84 nahe der Basis stehende entspricht z. B. offenbar einem Amphigastrium. Aber selbst wenn die Entwicklungsgeschichte bei Polyotus — welche ich nicht verfolgen konnte — einen solchen Vorgang nachweisen sollte, müßten außerdem der Stellung nach auch aus der sonst nicht zur Blattbildung verwendeten Außenfläche der Segmente Sprossungen hervorgehen, also Paraphyllien. Diese lassen sich auch leicht nachweisen.

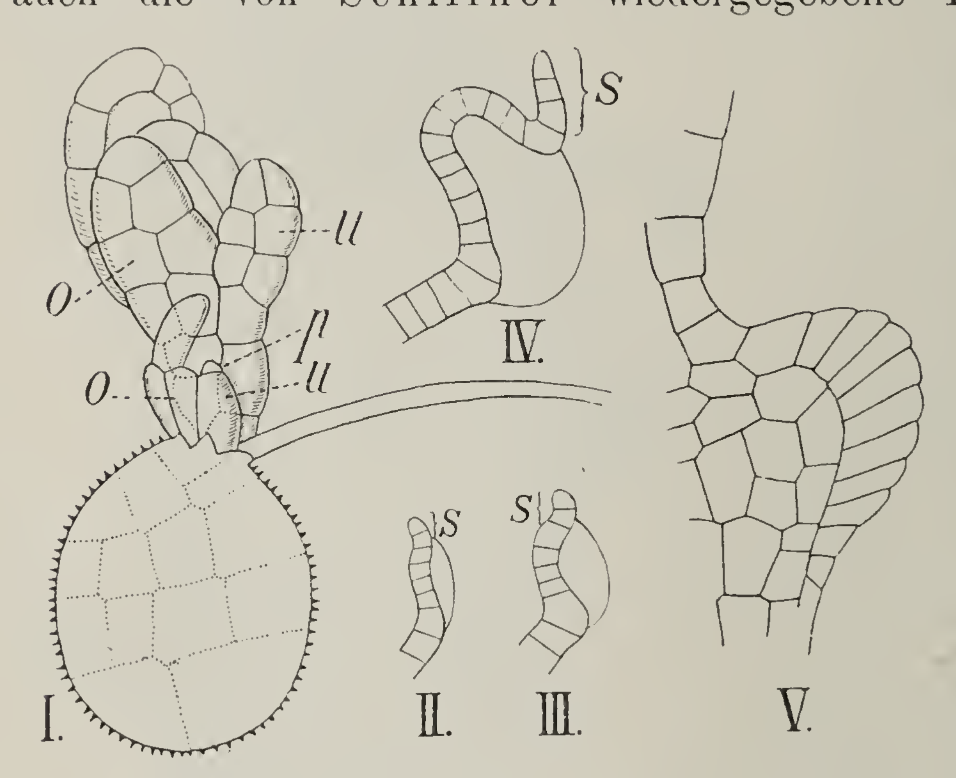


Fig. 85. Polyotus claviger. I. Gekeimte Spore, *o* Oberlappen, *u* Unterlappen der Primärblätter, *p* Papille. II.—IV. Entwicklungsstadien der Wassersäcke. V. Längsschnitt durch einen mit Rhizoidinitialen bedeckten Vorsprung der Sproßachse.

Zur Blütezeit waren sie zum Teil noch sehr klein. Nach der Befruchtung muß das embryonale Sproßstück unterhalb der Archegonien heranwachsen, auch die Paraphyllien vergrößern sich, und der Embryo bohrt sich in die Sproßachse ein, nur nicht so tief, wie bei Gottschea. Dagegen irrt Gottsche, wenn er annimmt, daß die Calyptra in den Sproß hinabsteige. Nur der Embryo tut dies, es war jene Annahme ein verhängnisvoller Irrtum der älteren Hepatikologen, welcher sich auch bei den „geokalyceen" Lebermoosen wiederholt und deren richtiges Verständnis verzögert hat. Es ist also die „Hülle" meiner Auffassung nach eine mit Paraphyllien und wahrscheinlich auch mit Spaltstücken von Blättern besetzte Sproß-Calyptra; ein Perianth ist überhaupt nicht vorhanden.

Der Fall ist deshalb wohl bisher nicht so betrachtet worden, weil an den sterilen Sprossen von Polyotus keine Paraphyllien vorkommen. Indes spurenweise sind sie doch zu finden. Unterhalb der Amphigastrien von P. claviger sind bräunliche Anschwellungen vorhanden. Dies sind die Stellen, an denen Rhizoiden sich bilden sollten. Man sieht auf einer höckerförmigen Hervorwölbung (Fig. 85 V) dicht gedrängt die Rhizoid-Initialen stehen. Meist aber unterbleibt deren Weiterentwicklung (gelegentlich sind sie entwickelt), eine Tatsache, die vielleicht mit der durch die zahllosen Wassersäcke bedingten reichen Wasserdurchtränkung der Pflanze zusammenhängt, sehen wir doch auch bei manchen Wasserformen von Lebermoosen die Rhizoidbildung ganz oder teilweise unterbleiben (so bei der Wasserform von Pellia calycina und Riccia fluitans). Es darf daran erinnert werden, daß auch Sphagnum (nach dem Keimlingsstadium) keine Rhizoiden mehr bildet, und daß Physiotium cochleariforme ebenfalls rhizoidlos ist[1]), so daß also auch bei Landformen, die für gewöhnlich reichlich mit Wasser durchtränkt sind, Rhizoidbildung unterbleiben kann, ein Vorgang, der also nicht teleologisch, sondern causal weiter zu verfolgen ist. In der Nähe der braunen Stellen fand ich nun einmal ein dreizelliges Paraphyllium an der Sproßachse. Man könnte annehmen, die sterilen Sprosse hätten ursprünglich Paraphyllien besessen und diese seien infolge der Wassersackbildung verkümmert, da diese Wasser ja ohnedies festhalten, die beobachteten Stamm-Paraphyllien seien also gewissermaßen die letzten Reste einer früher reicher vorhandenen Paraphyllienbildung. Eine solche Annahme

1) Organographie, pag. 291. Auch Trichocolea wird als rhizoidlos angegeben. Daß dies nicht allgemein zutrifft, habe ich a. a. O. hervorgehoben. Selbstverständlich wird nicht nur das Wasser als solches, sondern auch sein Gehalt an gelösten Substanzen in Betracht kommen.

bleibt aber nur eine, wenngleich nicht unwahrscheinliche Vermutung, wenn sich nicht wenigstens eine Polyotusart oder eine Polyotus nahestehende Form findet, welche, wie Trichocolea, auch an den sterilen Sprossen Paraphyllien besitzt. Eine derartige Form ist aber bis jetzt nicht bekannt, und die Paraphyllien auf den Sproßcalyptren treten nicht einmal bei allen Polyotusarten auf. Von den übrigen untersuchten neuseeländischen Arten haben eine der von P. claviger entsprechende Paraphyllien tragende Sproßcalyptra P. palpebriformis und P. Taylori. Bei einem kurzen Aufenthalt in Tasmanien sammelte ich bei Hobarttown Polyotus magellanicus. Was die Vegetationsorgane anbelangt, so sei nur kurz bemerkt, daß auch diese Art nur sehr spärlich Rhizoiden zeigt, diese aber nicht auf dem bei P. claviger beschriebenen eigentümlichen Gewebezapfen stehen.

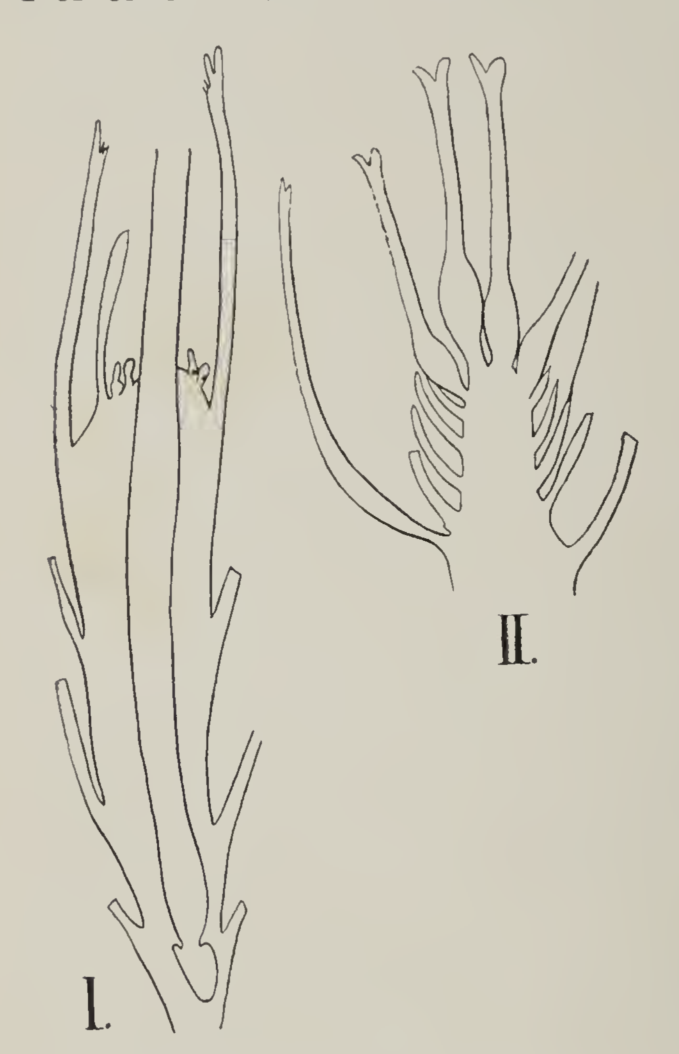


Fig. 86. Polyotus magellanicus. I. Längsschnitt durch einen Sproß, in welchem der Stiel eines Sporogons steckt. II. Längsschnitt durch eine junge Blüte.

Die Calyptra (vgl. den Längsschnitt Fig. 86) ist hier lediglich mit den Perichätialblättern besetzt. Paraphyllien sind also keine vorhanden. Die Verhältnisse liegen hier ganz ebenso, wie sie oben für Gottschea beschrieben wurden, nur daß bei Gottschea auf der Sproßcalyptra nur gewöhnliche Stengelblätter (mit Ausnahme der obersten) stehen, während bei P. magellanicus eine Anzahl Perichätialblätter die Calyptra bedecken, welche in ihrer Gestalt von den Stengelblättern abweichen, namentlich auch reicher mit randständigen Auswüchsen (in Form von Zellreihen) besetzt sind als diese. Ursprünglich, d. h. zur Zeit der „Blüte", stehen diese Perichätialblätter dicht zusammen, da das sie tragende Sproßstücke sehr kurz ist (Fig. 86, II). Später, nach der Befruchtung, wächst dies Sproßstück beträchtlich heran, die Perichätialblätter, welche ihrerseits offenbar auch noch sich vergrößern, rücken auseinander. Der Embryo bohrt sich in das heranwachsende Sproßstück ein, und dieses bildet so die erwähnte Sproßcalyptra.

Schließlich noch eine Bemerkung über die Vegetationsorgane von Polyotus. Bekanntlich sind es bei den meisten Lebermoosen die Amphi-

gastrien, welche die Schleimpapillen tragen. Bei Polyotus fand ich hier keine, wohl aber an den Seitenblättern, und zwar eine am basalen Teil des Oberlappens, zwei an der Basis des Unterlappens, wenigstens war dies das häufigste Vorkommen, die Abweichungen davon haben wohl kein weiteres Interesse.

Auch sei noch auf die Abbildungen (Fig. 85, II—V) hingewiesen, welche die Entwicklung einer „Auricula" erläutern, sie zeigen, daß die Spitze des Blattlappens durch bestimmt lokalisiertes Flächenwachstum helmförmig wird und eine starke Verschiebung nach unten erfährt, wie ich dies schon früher angegeben habe[1]).

In der Nähe der leeren Calyptren fand ich auch gekeimte Sporen von P. claviger. Es mag, da wir nur bei verhältnismäßig wenigen Lebermoosen die Keimung kennen, gestattet sein, sie kurz zu schildern (Fig. 85, I). Die mit einem braunen, feinwarzigen Exospor (resp. Epispor) versehenen Spore wird bei der Keimung zu einem Zellkörper, welcher sich vollständig innerhalb der Sporenhülle entwickelt. Diesem Zellkörper setzt sich das beblätterte Stämmchen unmittelbar an, offenbar wird eine peripherische Zelle des Zellkörpers zur Sproßscheitelzelle, wie ich dies früher für Frullania und Madotheca beschrieben habe[2]). Betreffs der sonstigen Gestaltung der Keimpflanze sei auf Fig. 85, I verwiesen. Amphigastrien hat die Keimpflanze noch nicht entwickelt, wohl aber Seitenblätter, welche zunächst natürlich kleiner und einfacher gestaltet sind, als die später auftretenden. Sie zeigen aber schon die Gliederung in Ober- und Unterlappen. Der letztere ist etwas kleiner als der erstere und trägt nahe seiner Spitze eine kleine, rasch hinfällige Schleimpapille, die Größendifferenz der beiden Lappen hängt auch hier offenbar mit der Verschiedenheit ihrer Insertionsfläche zusammen.

Ein Rhizoid bildet sich unmittelbar an der Basis des Stämmchens, während der in der Sporenhaut steckende „Vorkeim" ohne Rhizoiden ist. Da er in anderen Fällen (betr. Madotheca vgl. a. a. O. Taf. I, Fig. 21, 22) Rhizoiden bildet, so ist der Mangel derselben bei Polyotus wohl zurückzuführen auf eine äußere Hemmung, welche hier durch das Umschlossenbleiben durch die derbe Sporenmembran gegeben sein dürfte.

Während bei Polyotus keine Art bekannt ist, welche an den vegetativen Sproßachsen Paraphyllien besitzt — von der oben angeführten vereinzelten Beobachtung abgesehen — ist, dies bei L e p i c o l e a der Fall. Die neuseeländischen Arten zeigen zwar keine, wohl aber in großer Zahl die

1) Annales du jardin botanique de Buitenzorg 1887, Tome VII, pag. 30.
2) Über die Jugendzustände der Pflanzen. Flora 1889, pag. 18 u. 19.

südamerikanische L. pruinosa, bei welcher sie schon Spruce beschrieben hat[1]). Sie kommen hier hauptsächlich auf den Hauptsprossen vor, in Gestalt lang ausgezogener Schüppchen. Außerdem aber finden sie sich auch an der Basis der Blätter, was Spruce nicht erwähnt, es kann dabei keinem Zweifel unterliegen, daß wirklich aus der Außenseite der Blattfläche Paraphyllien entspringen, was ich anführe, da man meinen könnte, sie gingen nur nahe der Blattbasis aus der Sproßachse hervor. Einen analogen Fall hatten wir oben für das Perigon von Chandonanthus anzuführen.

Die Umhüllung der Embryonen schildert Schiffner folgendermaßen: „♀ Blütenstand auf verkürztem, einfachem Aste. Involucralblätter klein, die inneren fast der ganzen Länge nach an das glockenförmige Perianth angewachsen." Hooker[2]), dessen Abbildung wiedergegeben ist, spricht vom „calyces . . . foliis parvis, caulinorum similibus, obsiti".

Ich sammelte Lepic. attenuata in Neuseeland mit alten Fruchtästen, deren Sporogonen meist schon vergangen waren[3]), und jungen, in denen Embryonen angelegt waren. Die Untersuchung ergab, daß die Verhältnisse ganz ähnlich liegen wie bei Polyotus. Auch bei Lepicolea ist es das Ende einer Sproßachse, das fertil wird und später in eine seitliche Stellung rücken kann. Die Sproßachse ist angefüllt mit Reservestoffen, namentlich Fett. Auf ihrem Gipfel steht eine Archegoniengruppe. Ein Perianth ist nicht vorhanden, der Embryo bohrt sich in die Sproßachse ein, was Schiffner als „Perianth" bezeichnet, ist also vielmehr eine Sproßcalyptra. Auch an ihr treten Paraphyllien auf, zunächst in der Achsel der untersten Perichätialblätter (Fig. 83). Ob die zahlreichen Schuppen, welche unterhalb der Archegonien stehen, zum Teil etwa zerteilten Perichätialblättern entsprechen oder den Para-

---

1) Hepaticae amazonicae et andinae, pag. 345. Da die Pflanze nur steril bekannt ist, ist ihre Zugehörigkeit zu Lepicolea nicht absolut sicher.

2) Musci exotici, Bd. I, Tab. XL.

3) Nur eines war erhalten, an welchem mir die Kürze des Stiels auffiel. Dieser ragte nur wenig (etwa 1 mm) über die Spitze des Fruchtastes hervor. Es ist unbekannt, von welchen Faktoren die Länge des Sporogonstiels (die bei den Lebermoosen wohl nicht viel weniger Verschiedenheiten zeigt, als die „Seta" der Laubmoose) abhängig ist. Es scheint, als ob bei Lebermoosen, welche zeitweilig trockene Standorte bewohnen, der Sporogonstiel im allgemeinen weniger entwickelt sei, als bei anderen. Doch kommen auch „spezifische" Differenzen in Betracht. Einen Anhaltspunkt zur Beurteilung der oben aufgeworfenen Frage könnte man gewinnen, wenn nachgewiesen werden könnte, ob es Formen gibt, bei denen die Länge des Stiels direkt von äußeren Faktoren, z. B. der Luftfeuchtigkeit, resp. der Wasserzufuhr, abhängt.

phyllien zuzurechnen sind, könnte auch hier nur eine Untersuchung junger „Blüten" ergeben, welche mir nicht zu Gebote standen; indes halte ich die obersten Schuppen für Paraphyllien und betrachte also die Sproßcalyptra als besetzt mit Perichätialblättern und Paraphyllien, während das Vorhandensein der letzteren bis jetzt ganz übersehen wurde.

Wie sich die Perianthbildung von Chaetocolea (einem südamerikanischen Lebermoos, das in dieselbe Gruppe wie Lepicolea, Polyotus, Trichocolea etc. gestellt wird) verhält vermag ich nicht zu sagen. Selbst wenn Spruces[1]) Auffassung „perianthio... e bracteis internis aduatis ramentaceo" zutreffend sein sollte, würde eine ganz andere Struktur als bei Polyotus vorliegen. Denn diese Gattung hat, wie wir sehen, überhaupt keinen Perianth. Bei Chaetocolea ist ein solches vorhanden, es wäre denkbar, daß Perianth und Perichätialblätter durch interkalares Wachstum einer peripherischen Sproßzone auf gemeinsamer Basis emporgehoben werden, ähnlich wie dies z. B. bei der „Verwachsung" von Blütenkreisen mancher Samenpflanzen geschieht. Ist dies aber der Fall, so ist der Vorgang eben ein anderer, als in den oben geschilderten Fällen, und ich sehe zunächst keinen Grund, Chaetocolea in die Nähe von Lepicolea, Polyotus etc. zu stellen, Gattungen, von welchen Chaetocolea auch durch ventrale Zweigbildung abweicht. Leider waren an dem von mir untersuchten sehr spärlichem Material (welches ich der Schonung halber nicht alles aufweichen wollte) nur einige männliche, keine weiblichen Pflanzen vorhanden, so daß ich aus eigener Anschauung nicht über die Perianthbildung berichten kann.

Es ergibt sich aus den oben mitgeteilten Beobachtungen, daß Paraphyllien bei Lebermoosen ziemlich weit verbreitet sind. Sie finden sich auf den Sproßachsen bei Stephaniella, Trichocolea, Chandonanthus, Lepicolea pruinosa, Gottschea Blumei, Marsupidium setulosum, bei Lepicolea pruinosa können sie auch an der Basis der Blattfläche entspringen; ferner werden Paraphyllien unten auch von Anomoclada anzuführen sein. An den Hüllen der Sporogonien treten sie auf bei Arten von Trichocolea, Polyotus, Lepicolea, Chandonanthus. Offenbar handelt es sich um Bildungen, welche unabhängig voneinander mehrmals in verschiedenen Verwandtschaftskreisen aufgetreten sind. Die Lebermoose sind ja das Paradebeispiel für Parallelbildungen mannigfacher Art. Man könnte daraus auch den Schluß ziehen, daß auch in den Fällen, wo nur die Sproßcalyptra, nicht aber die vegetative Sproßachse Paraphyllien trägt,

1) Hepaticae andinae, pag. 346.

diese auf letzteren auch als Neubildungen aufgetreten, also nicht als „Reste“ zu betrachten seien. Jedenfalls sehen wir auch sonst Einrichtungen zum Festhalten von Wasser an den Hüllen des Lebermoossporogon. So am Perianth durch Faltenbildungen oder Auswüchse, wofür Frullania Beispiele bietet, außerdem auch, wie wir oben sahen, Chandonanthus. Daß gerade an den Sexualästen (und teilweise an Perianthien) Paraphyllien auftreten, könnte man kausal damit in Zusammenhang bringen, daß an diesen Stellen offenbar ein Zuströmen organischer Baustoffe eintritt, welche später zur Ernährung des Embryos Verwendung finden. Daß eine solche Annahme nicht ganz in der Luft steht, zeigt ja auch die Tatsache, daß die Paraphyllienbildung am vegetativen Sproß vielfach auf die kräftigeren, d. h. doch wohl die besser ernährten Achsen beschränkt ist (Lepicolea pruinosa, manche Laubmoose), bildlich gesprochen könnten wir sagen, diese Gebilde, welche in ihrer Struktur mit der der Blätter übereinstimmen (von dem einfacheren Aufbau abgesehen), treten dann auf, wenn ein Überschuß „blattbildender Substanz“ vorhanden ist, der dann zur Bildung der Paraphyllien auf der sonst nicht zur Blattentwicklung benützten freien Sproßoberfläche oder auch auf der Blattbasis benützt wird. Ihre Funktion ist einmal die einer Verstärkung des Assimilationsapparates, namentlich aber auch die des Festhaltens von Wasser.

4. Marsupifere Jungermanniaceen.

Allgemeine Bemerkungen. Die marsupiferen Jungermanniaceen wurden früher auch als „geokolycee“ bezeichnet. Weshalb dieser Namen unhaltbar ist, wird sich aus der folgenden Darstellung ergeben. Zunächst sei daran erinnert, daß man früher die geokalyceen Jungermannieen wegen des auffallenden Verhaltens[1]) ihrer fertilen Sprosse in eine besondere systematische Gruppe vereinigte, jetzt aber allgemein die Ansicht von Spruce anerkennt, welcher 1882[2]) sagte: „For it is probable, that there is not in Nature any separate tribe of pouch fruited Jungermanniaceae (= Marsupiocarpeae = Geocalyceae = Saccogyneae) bus that almost every tribe may have a genus (or genera) of marsupial species, and that, where none such is known to exist, it is either because it has hitherto eluded our search, or has succumbed to other plants in the struggle for place or has not yet been evolved. The tran-

1) Wie wenig Beachtung ihnen trotzdem in den Handbüchern vielfach geschenkt wird, zeigt z. B. die Tatsache, daß die „Geokalyceen“ in D. Campbells ausführlichem Buche („Mosses and ferns“) nicht einmal erwähnt sind.

2) Spruce, On Cephalozia, Malton 1882.

sitional stage, between supraterraneous[1]) and subterraneous perianths, is to be found in those genera whose floral whorls are more or less adnate to each other into a fleshy cup, which is apt to become turgid and gibbous at the rooting base. A further extension downwards results in a pouch, which buries itself in the matrix.“

Diese Ansicht über das Zustandekommen des Beutels ist aber entwicklungsgeschichtlich nicht haltbar. Sie führt die Entstehung des letzteren überall auf einen Vorgang zurück und zwar auf eine Verwachsung von Blättern. Dies ist nun schon für Formen wie Calypogeia u. a. unrichtig und noch mehr für solche wie Tylimanthus.

Für diese Gattung habe ich schon früher dargelegt[2]), daß der Beutel im Gegensatz zu dem Verhalten von Calypogera, Acrobolbus und Lethocolea nicht von Anfang an hohl ist, sondern als solider Körper angelegt wird, den erst das in ihn hineinwachsende Sporogonium aushöhlt. Entwicklungsgeschichtlich lassen sich auf Grund meiner Untersuchungen folgende Typen unterscheiden:

1. Der Beutel entsteht als solider Gewebekörper, welcher Reservestoffe für Sporogonentwicklung enthält: Tylimanthus, Marsurpidium. Diese Gruppe schließt sich eigentlich (was das Verhalten des Embryos anbetrifft) den oben erwähnten „Coelocaules“ an. Nur dringt der Embryo nicht in der Längslinie der Sproßachse in diese ein, sondern rechtwinklig zur Längsachse, entsprechend der dorsiventralen Gestaltung der Blüten und dem ventralen Auftreten der Sproßachsenwucherung.

2. Er bildet sich durch ringförmige Erhebung der Sproßachse, ist also von Anfang an hohl und zwar bleibt der Beutel entweder oberirdisch (z. B. Isotachis) oder dringt in den Boden ein, die Verschiedenheit hängt damit zusammen, daß die Blüten von Isotachis — welche Gattung bisher nicht zu den marsupiferen Jungermanniaceen gerechnet wurde, — radiär, die der anderen dorsiventral sind. Entsprechend diesen Darlegungen, welche im folgenden näher ausgeführt werden sollen, sind die einzelnen Jungermanniaceenformen hier angeordnet, eine Anordnung, welche selbstverständlich mit der Frage nach der systematischen Stellung der behandelten Formen nichts zu tun hat.

Tylimanthus saccatus (Tayl.) Mitten.

Dieses von Taylor als Gymnanthe saccata beschriebene Lebermoos ist von verschiedenen Autoren besprochen worden, gehören doch die

1) Daß die Marsupien von Tylimanthus und Balantiopsis oberirdisch sind, war Spruce offenbar nicht bekannt.

2) Organographie, pag. 316.

„Säcke", die es bildet, zu den auffallendsten Gebilden unter den Lebermoosen (vgl. Fig. 87). Die größten, die ich in Neuseeland antraf, erreichten eine Länge von 15, einen Durchmesser von 2,5 mm. Die Pflanzen wachsen an feuchten schattigen Stellen schief aufsteigend, sie sind mit ausgiebig entwickelten Rhizomen versehen, an denen ich stets rudimentäre Blätter antraf. Die unterirdischen Seitenzweige kriechen

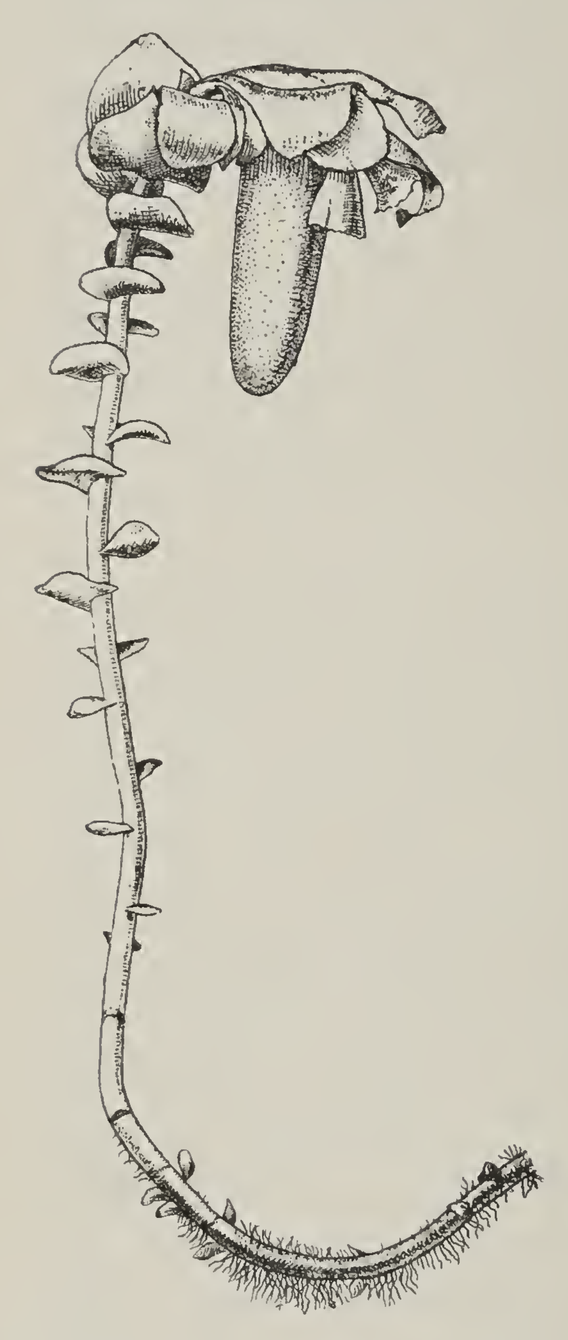


Fig. 87. Tylimanthus saccatus. Habitusbild eines marsupiferen Sprosses, 2fach vergr.

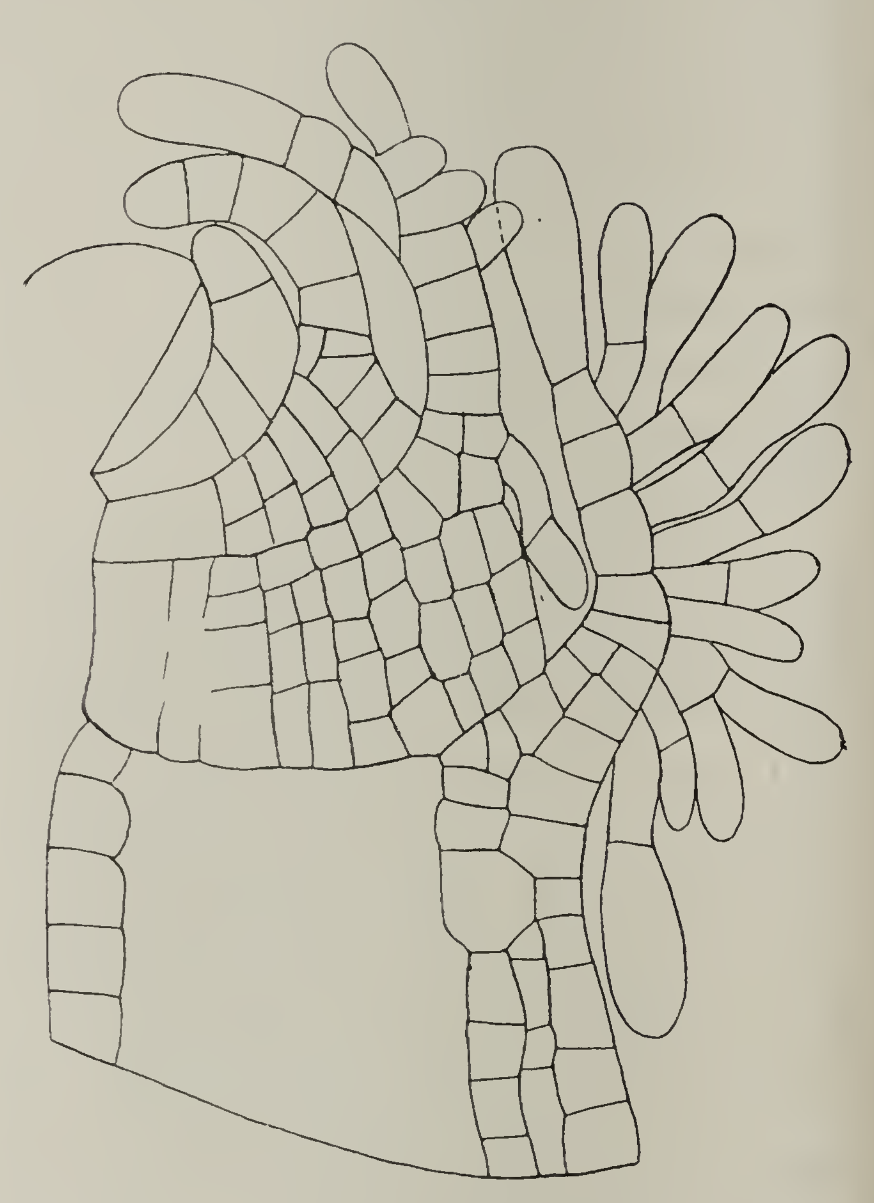


Fig. 88. T. saccatus. Längsschnitt durch eine Sproßspitze rechtwinklig auf die Amphigastrien geführt. Man sieht 4 Amphigastrien verschiedenen Alters der Länge nach durchschnitten mit dorsalen Schleimpapillen.

zunächst im Boden und wachsen dann aufwärts und bilden größere Blätter aus, die Sproßknospe ist dabei schief nach abwärts gekrümmt. Die oberirdischen Triebe sind begrenzten Wachstums, gelegentlich treten an ihnen gleichfalls oberirdisch bleibende Seitensprosse auf, namentlich auch als (kurz bleibende) Innovationszweige unter dem terminalen Archegonienstand, wenn dieser unbefruchtet geblieben ist. Taylor hatte der Pflanze Amphigastrien abgesprochen und spätere

Autoren sind ihm darin gefolgt, so z. B. Mitten[1]) und Schiffner[2]). Sie sind aber, wie genauere Untersuchung zeigt, vorhanden und zwar in recht eigentümlicher Gestalt, wie sie — von Anomoclada abgesehen — mir sonst bei keinem anderen foliosen Lebermoose bekannt ist.

Die Amphigastrien sind hier der Hauptsache nach nur Träger der Schleimpapillen, welche den Scheitel des Sprosses teilweise bedecken und in sehr großer Zahl vorhanden sind. Es steht dies in Verbindung damit, daß Tylimanthus saccatus sehr feuchte Standorte bewohnt. Die Schleimpapillen entspringen nun nicht nur dem Rande der Amphigastrien, sondern auch deren Außenfläche (Fig, 88, 89, 90), welche sie so dicht bedecken, daß eine freie Außenfläche überhaupt nicht mehr zutage tritt, sondern in der Oberflächenansicht nur ein Schleimpapillenpolster sichtbar ist. Die einzelligen Schleimpapillen entspringen aus kurzen Zellreihen, an denen seitlich neue Schleimpapillen auftreten. In einiger Entfernung vom Sproßscheitel werden die Schleimpapillen braun, die Amphigastrien sterben ab und konnten so bisher leicht der Beobachtung entgehen.

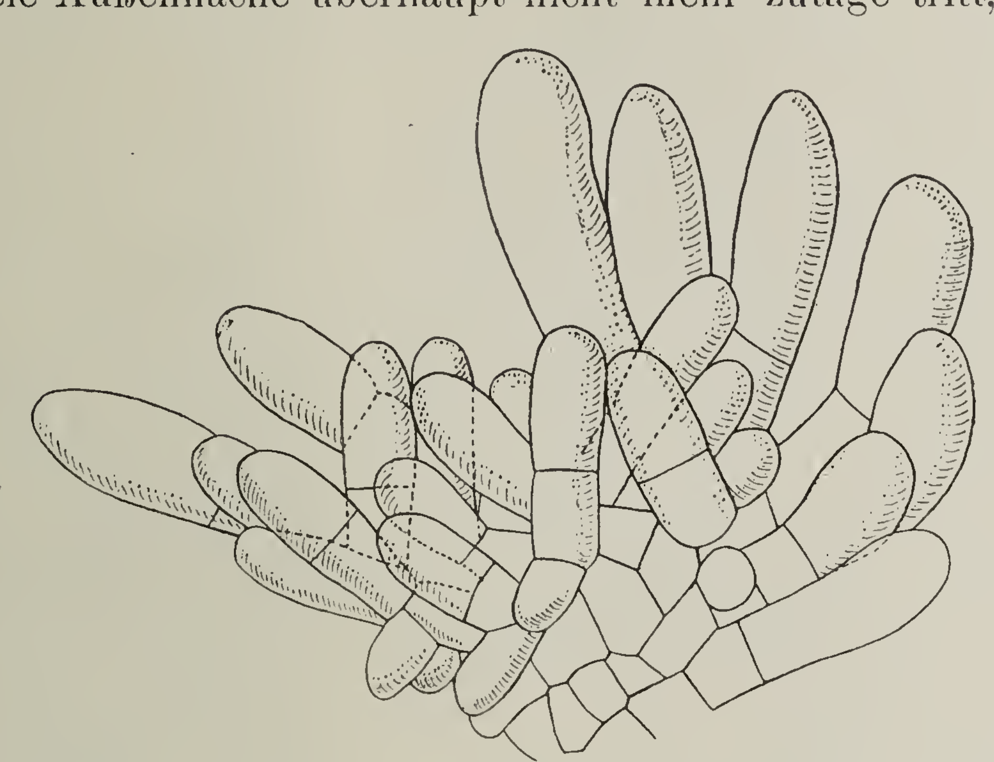


Fig. 89. T. saccatus. Stück eines Amphigastriums von der Unterseite.

Daß sie im übrigen ganz normal angelegt werden, zeigt die Scheitelansicht (Fig. 90). Übrigens sind sie an der Basis zweischichtig (Fig. 88), was der Tatsache entspricht, daß auch die Seitenblätter an der Basis Zellteilungen parallel der Oberfläche erfahren, wie sie in viel höherem Maße bei manchen Gottschea-Arten auftreten.

Als einziges Lebermoos, dessen Amphigastrien vielleicht mit den eben beschriebenen verglichen werden könnten, ist Anomoclada mucosa anzuführen, welche Spruce in den Urwäldern von Rio negro usw.

---

1) In Hooker, New Zealand-flora, pag. 751 („stipules 0“).

2) In Engler-Prantl, Nat. Pflanzenfamilien, Lebermoose, pag. 87, „Amphigastrien 0“.

sammelte. Er gibt an [1]), daß die unteren (älteren) Amphigastrien („foliola“) meist ganz in Schleim aufgelöst werden „superiora vix unquam perfecta sed e margine apiceque plus minus dissolutis nunc irregulariter bifida, nunc quadrifida v. digitatim multifida, saepius tamen eroso-lacera videnda“. Diese Schilderung könnte darauf hindeuten, daß auch bei Anomoclada die Amphigastrien mit zahlreichen Schleimpapillen besetzt sind, und nicht, wie man nach Spruces Angaben annehmen müßte, eine Verschleimung der Amphigastriumzellen selbst eintritt — ein Vorgang, der ohne Analogon bei den Lebermoosen wäre. In seiner ersten Beschreibung von Anomoclada [2]) gibt Spruce auch ausdrücklich an: „the mucus, which was poured out in such quantity as literally to flood the entire plant was derived directly from the stipules, whose marginal and apical cells were continually swelling and discharging their protoplasm, adhering for a while as empty bleached bladders . . . then falling away . . . . Die Untersuchung Sprucescher Originalexemplare ergab dagegen, daß wirklich hier ähnliche Verhältnisse wie bei Tylimanthus vorliegen. Die Schleimabsonderung erfolgt tatsächlich auch hier durch Schleimpapillen, welche das Amphigastrium dicht bedecken, sie entspringen teils dem Rande, teils den Flächen des Amphigastriums, namentlich auch dessen Oberseite (Fig. 91, 92, I). Und zwar treten auch hier verzweigte Zellreihen auf, welche die Schleimpapillen tragen. Diese sind übrigens nicht auf die Amphigastrien beschränkt, sondern finden sich auch an der Basis der Seitenblätter und auf der Stammoberfläche (Fig. II, III), eine Tatsache, welche die ungemein reiche Schleimabsonderung noch

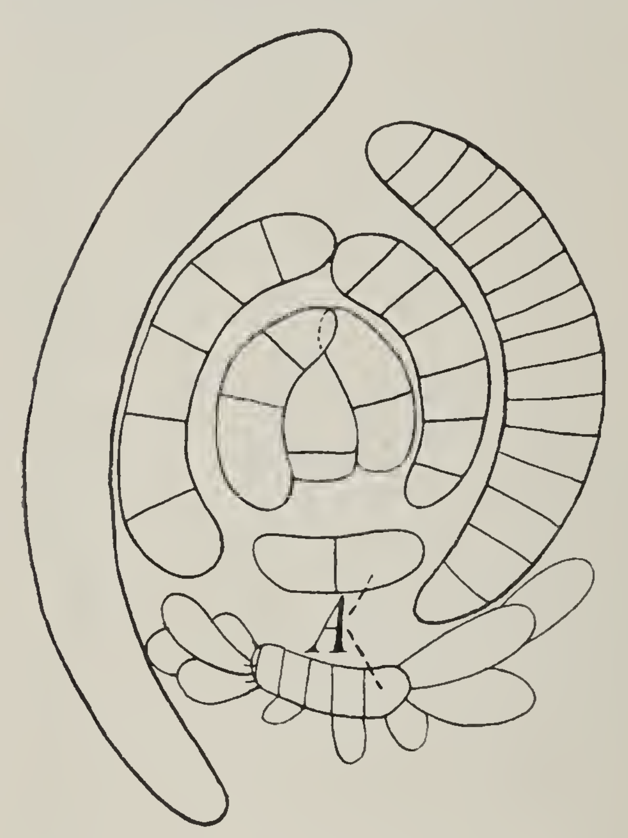


Fig. 90. T. saccatus. Sproßscheitel, *A* Amphigastrien.

1) Hepaticae amazonicae et andinae, pag. 408. (Die Ausführungen im Text sind 1902 niedergeschrieben. Seither hat auch Evans, Odontoschisma Macounii and its North American Allies, Botanical gazette 36, 1903, Anomoclada besprochen, das Vorhandensein von Schleimpapillen nachgewiesen (die nach ihm nur am Rande und auf der Unterseite vorkommen) und auf ein ähnliches Verhalten bei Odontoschisma-Arten hingewiesen. Die Paraphyllien scheint Evans nicht beobachtet zu haben.

2) Spruce, On Anomoclada, Journal of botany N. S., Vol. V (May 1876), pag. 130.

mehr verständlich macht. Daß nicht, wie Spruce annahm, ein Platzen der ganzen Zellwand, sondern nur der Cuticula, unterhalb welcher der Schleim abgesondert wird, eintritt, braucht kaum bemerkt zu werden. Die schleimabsondernden Zellen und die ganzen Amphigastrien gehen später zugrunde. Die nach Spruce gemachte Angabe[1]), „Amphigastrien klein, sich in Schleim auflösend", trifft also, was die Schleimbildung betrifft, nicht zu, und ferner ist Anomoclada zu denjenigen Lebermoosen zu stellen, welche Paraphyllien (hier Schleimparaphyllien)

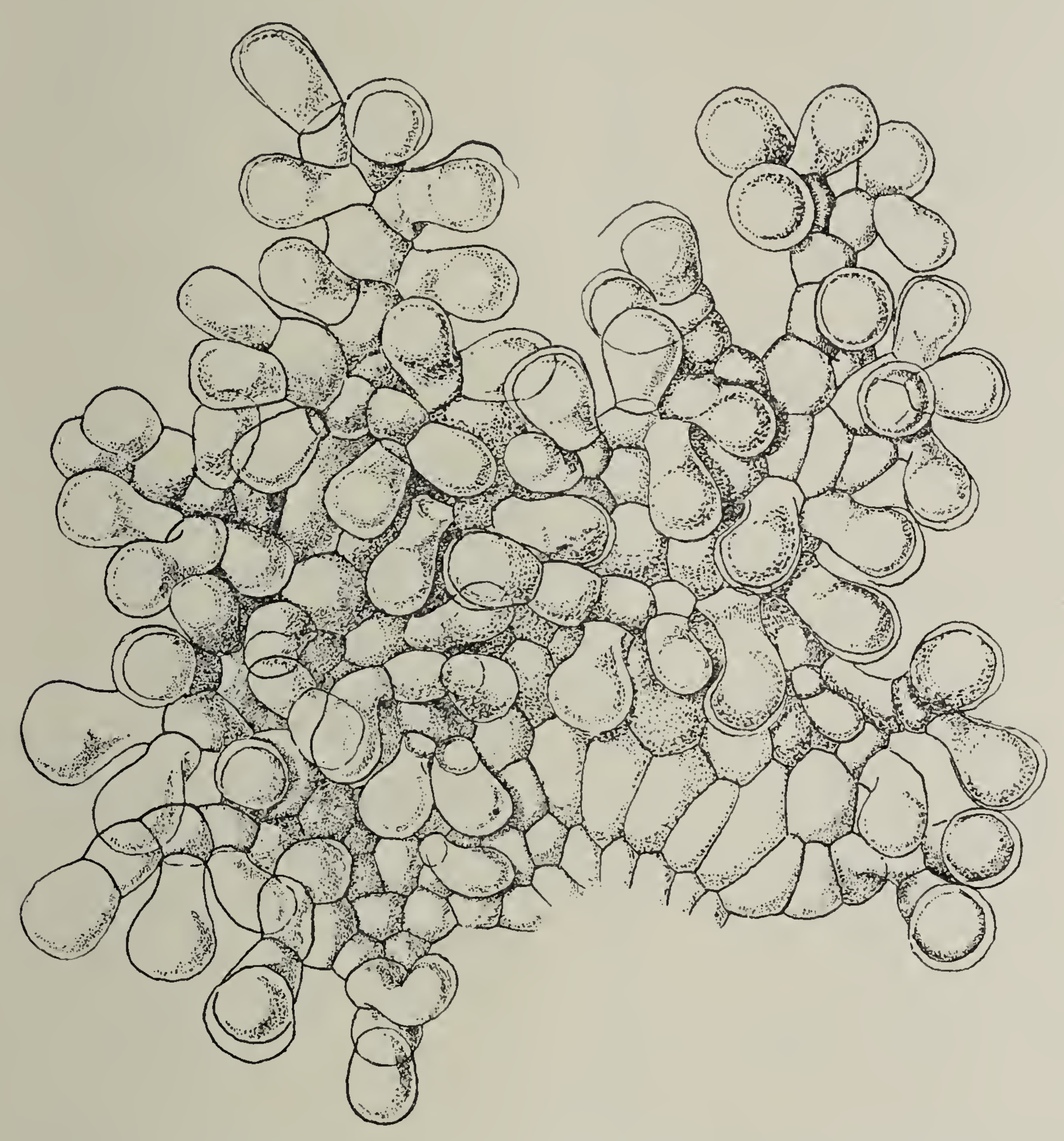


Fig. 91. Anomoclada mucosa. Amphigastrium von der Fläche.

besitzen, wofür ja oben andere Beispiele angeführt worden sind. Für Anomoclada ist bemerkenswert, daß diese Schleimpapillen (resp. die Zellreihen, an welchen sie stehen) auf dem Stämmchen und auf den Blättern entspringen können, am zahlreichsten sind sie — wie ja schon aus der Beschreibung der Amphigastrien hervorgeht — auf der Unterseite. — Über die Verzweigung von Anomoclada sei hier noch eine Bemerkung gestattet.

1) Schiffner in Engler-Prantl, a. a. O., pag. 100.

Spruce hat als besonders eigentümlich für Anomoclada bezeichnet, daß hier (abgesehen von den Flagellen auf der Unterseite) die Zweige auf der Oberseite des Sprosses entspringen, während sie (von den ventralen abgesehen) sonst auf den Flanken stehen. Indes ist die Verschiedenheit von der gewöhnlichen Verzweigung eine weniger beträchtliche, als es scheinen könnte. Zwar hatte ich nur spärliches Material, aber es genügte, um zu zeigen, daß auch hier die Zweige unterhalb eines der Seitenblätter entstehen, wie dies bei der Verzweigungsart der Fall ist, welche Leitgeb als die „Verzweigung aus dem basiskopen Basilarteile" bezeichnet hat. Nur stehen hier die Zweige nicht dem Blattunterlappen, sondern dem Blattoberlappen genähert (vergl. das Schema Fig. 93, I), was vielleicht damit zusammenhängt, daß die Blattinsertion stark schief gerichtet ist. Eigentlich stehen also die Zweige auch auf den Flanken, aber auf dem oberen Teile derselben, das ist, wie mir scheint, die einzige Differenz von dem gewöhnlichen Verzweigungsmodus. Aus dem Schema der Oberansicht eines Stämmchens (Fig. 93, I) geht auch hervor, daß man auf Querschnitten die Seitensprosse in ihrem Verhältnis zu den Blättern verschieden treffen kann. Fig. 93, III z. B. stellt einen Querschnitt dar, der den Seitensproß flankenständig zwischen dem Blatt, mit dem er gemeinsam aus einem Segment entspringt, und dem weiter hinten stehenden (dessen tiefer stehender Rand getroffen ist) Fig. 93, II zeigt einen (nicht median getroffenen) Seitensproß, der oberhalb zweier Blattinsertionen steht, von dem Blatt, zu dem er eigentlich gehört, ist nur ein Stück des Randes getroffen: die Verschiedenheit erklärt sich leicht, wenn man die gestrichelten, die Schnittrichtung bezeichnenden Linien des Schemas (Fig. 93, I) vergleicht. Kehren wir nach dieser Abschweifung zu Tylimanthus zurück.

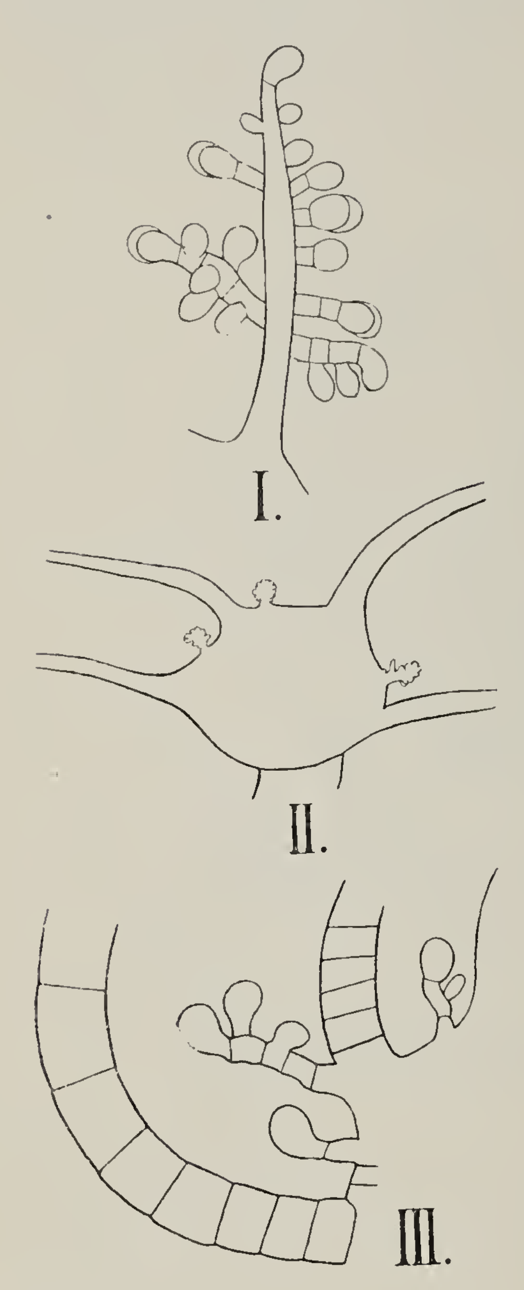


Fig. 92. Anomocl. mucosa. I. Amphigastrium im Längsschnitt. II. Stammquerschnitt. III. Stück eines Stämmchen-Längsschnittes.

Die Geschlechtsorgane von Tylimanthus sind diöcisch verteilt. Die Antheridienstände gleichen denen von Plagiochila (mit welcher Gattung Tylimanthus nahe verwandt ist), in der Gestalt der Deckblätter der Antheridien (ein Teil des Oberlappens ist bauchig aufgetrieben und umhüllt die Antheridiengruppe) und darin, daß die Antheridienstände vegetativ weiterwachsen. In jeder Blattachsel des Antheridienstandes findet sich eine größere Anzahl (meist über ein Dutzend) Antheridien. Ein Querschnitt (Fig. 95, II) zeigt die Dorsiventralität des Antheridienstandes besonders deutlich, die Antheridien entspringen nur in der dorsalen Hälfte der Blattachsel, die Antheridien stehen also alle auf der Oberseite des Stämmchens. Es dürfte dies, in mehr oder minder scharfer Ausprägung, auch für andere foliose Lebermoose gelten [1]), tritt

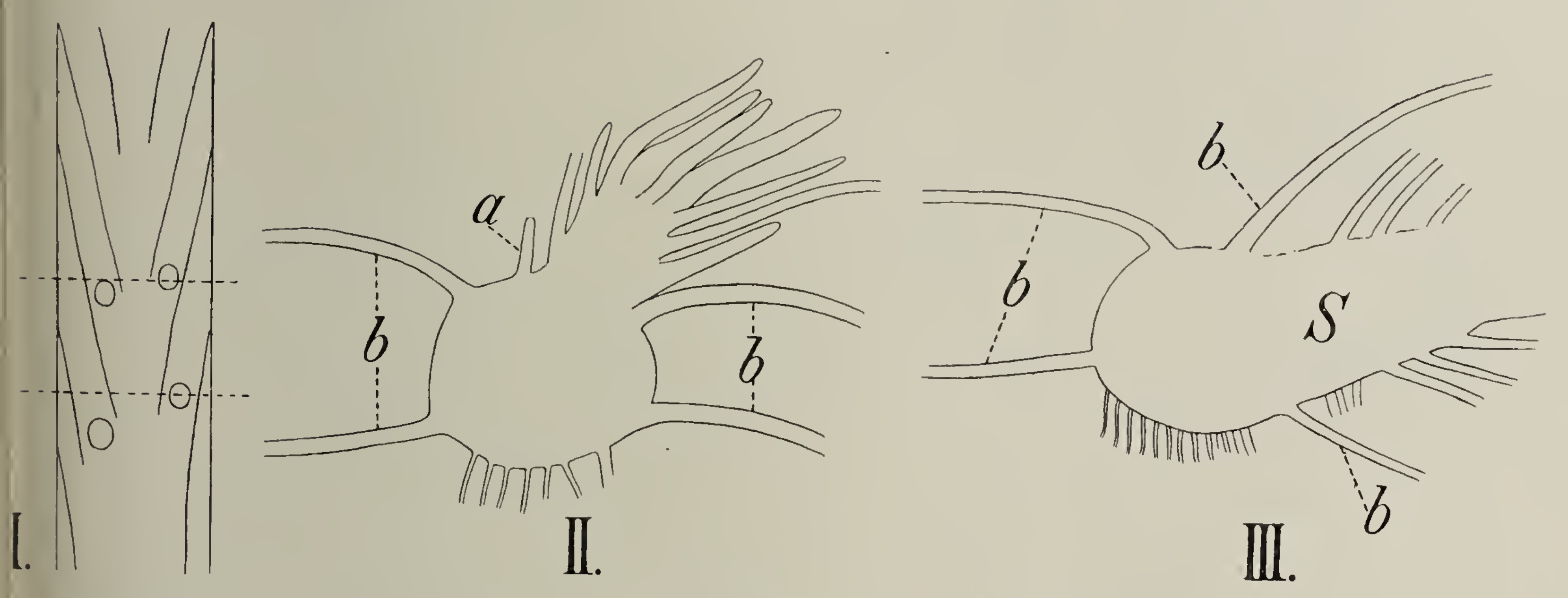


Fig. 93. Anomocl. mucosa. I. Oberansicht eines Stämmchens (schematisch), die Insertion der Seitensprosse ist durch Kreise angedeutet. II. Querschnitt eines Stämmchens, welcher einen archegonientragenden Seitensproß getroffen hat. *a* Oberrand des Blattes, unterhalb dessen der Seitensproß steht. III. Querschnitt eines Stämmchens mit der Basis eines Seitensprosses *S*; *b*, *b* Blattquerschnitte.

aber hier besonders deutlich hervor. Einen besonderen Nutzen dieser Anordnung vermag ich derzeit nicht einzusehen, sie dürfte vielmehr mit der scharf ausgeprägten Dorsiventralität der ganzen Pflanze zusammenhängen, die sich auch bei der Bildung der weiblichen „Blüten" geltend macht. Zunächst sei indes auf die eigentümliche Beutelbildung eingegangen. In seiner bekannten Abhandlung, über die Fruktifikation der Jungermanniae geocalyceae [2]) bespricht Gottsche auch einige „Gymnanthe"-Arten, und gibt einige durchaus zutreffende Abbildungen, wenn er aber (a. a. O. pag. 461) den Vorgang in die Worte zusammenfaßt: „pistillum foecundatum cum abortivis nullo perigynio circum-

1) Vgl. Leitgeb, Unters. über die Lebermoose, Bd. II, pag. 41.

2) Nova acta Acad. Leop, Carol., Vol. XXI. pag.

datum, in saccum carnosum fructigerum defossum commutatum", so kann ich dem nicht beistimmen.

Seine Auffassung der Marsupien von Gymnanthe, welche bis jetzt herrschend geblieben ist, hat Gottsche sodann besonders deutlich in seiner Abhandlung „De mexikanske Levermosser Efter Prof. Fr. Liebmanns samling" (Vidensk. Selsk. Skr. 5. Raekke, Bd. VI) ausgesprochen. Er sagt hier (p. 216): „Si e. gr. sacculum fructiferum Gymnanthes tenellae, 2 lineas longum, secundum longitudinem novacula discideris, antrum semilineare fructu immaturo (e capsula et pedicello cum involucello proprio constante) repletum videas, calyptram autem non invenias, quia

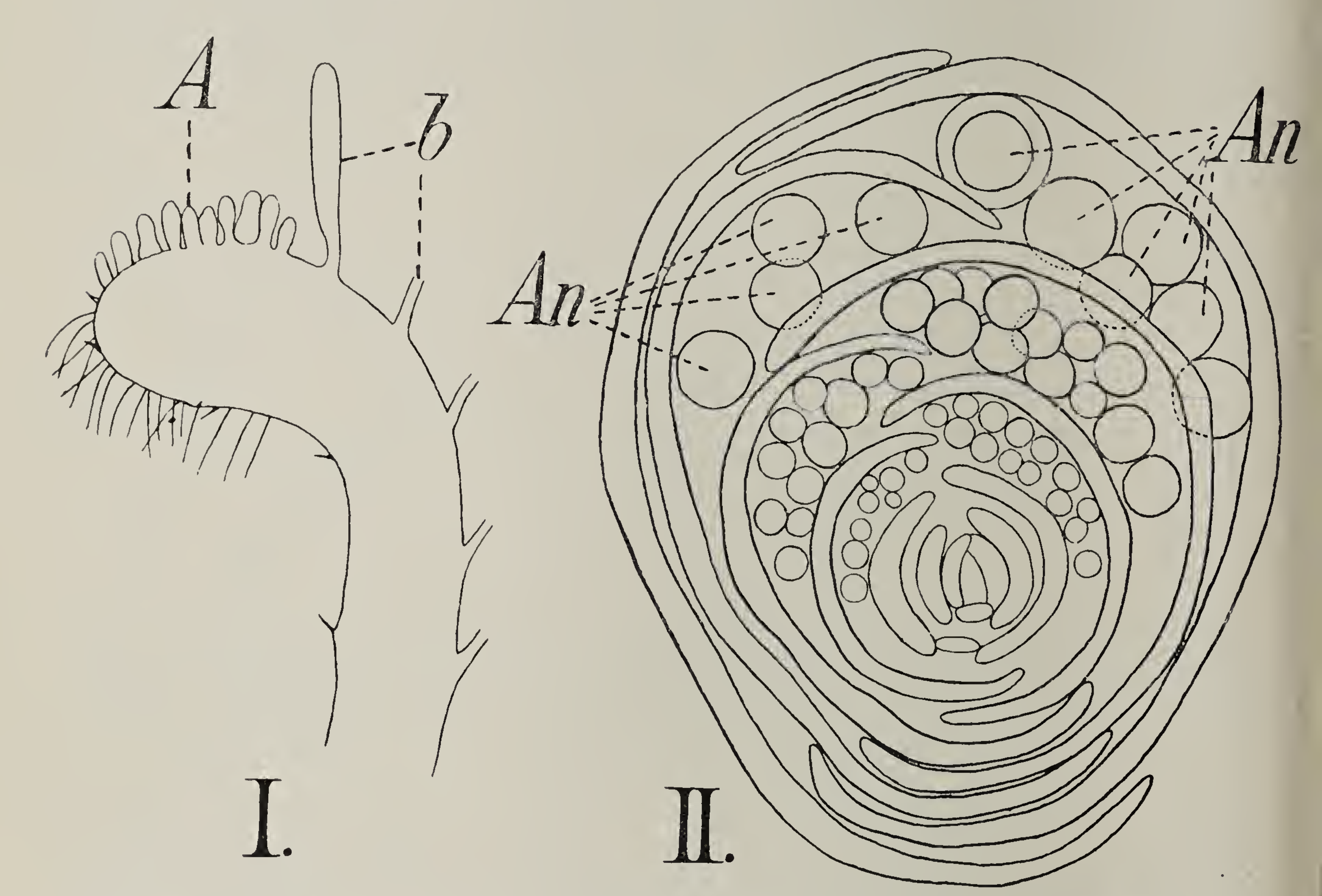


Fig. 94. Tylimanthus saccatus. I. Längsschnitt durch den Gipfel eines archegonientragenden Sprosses, *A* Archegonien, *b* längsdurchschnittene Blätter. II. (stärker vergrößert als I.) Querschnitt durch den Gipfel eines männl. Sprosses. *An* Antheridien.

tota cum sacculo confusa est[1]), unde patet, illud antrum calyptrae cavitatem sistere. . . . ."

Es ist merkwürdig, daß diese Auffassung, die nicht etwa auf Beobachtung beruht, sondern lediglich daher rührt, daß man zuerst den Calypogeratypus des Marsupiums kennen gelernt hatte, von allen folgenden Autoren einfach nachgeschrieben wurde, genau so, wie wir es bei R. Browns Auffassung des Dawsoniaperistoms sahen. So sagt Stephani[2]).

1) Sperrung von mir. G.

2) Hedwigia 1888, pag. 276.

„Hier verwächst alsbald die Haube mit der Beutelwand, und mit der fortschreitenden Verlängerung des Fruchtsackes wächst die Haube zu einem langen Rohr aus, in dessen Grund die Frucht sitzt.“ Auch in den „Natürl. Pflanzenfamilien“ wird angegeben (a. a. O. p. 87): „Calyptra fast bis zur Spitze mit dem Fruchtsacke verwachsen“. Diese Vorstellungen gehen, wie ich in der Organographie[1]) hervorhob, von der Anschauung aus, daß bei den sog. geocalyceen Jungermannieen überall zuerst ein hohler Beutel vorhanden sein müsse, wie ihn Calypogeia und andere Formen tatsächlich auch zeigen.

Die weiblichen Blüten von T. saccatus sind schon mit bloßem Auge erkennbar. Es bildet sich an der Spitze der Stämmchen eine auf der Unterseite als weißlicher Höcker hervortretende Anschwellung, auf deren Oberseite zahlreiche Archegonien stehen (Fig. 94, I; Fig. 95). Die weibliche Blüte ist also gleichfalls dorsiventral, die Archegonien stehen auf der Dorsalseite des Stämmchens, während sie sonst bei den foliosen Lebermoosen radiär verteilt sind. Allerdings ist auf die Frage nach der Symmetrie der „Blüten“ — welche bei den Phanerogamen so viele Diskussionen veranlaßt hat — bei den foliosen Lebermoosen bisher wenig geachtet worden, obwohl sie nicht nur in biologischer, sondern auch in phylogenetischer Beziehung von erheblichem Interesse ist. Bei den meisten marsupiferen Jungermannieen ist die weibliche Blüte jedenfalls, wie aus dem unten Mitzuteilenden hervorgehen wird, dorsiventral.

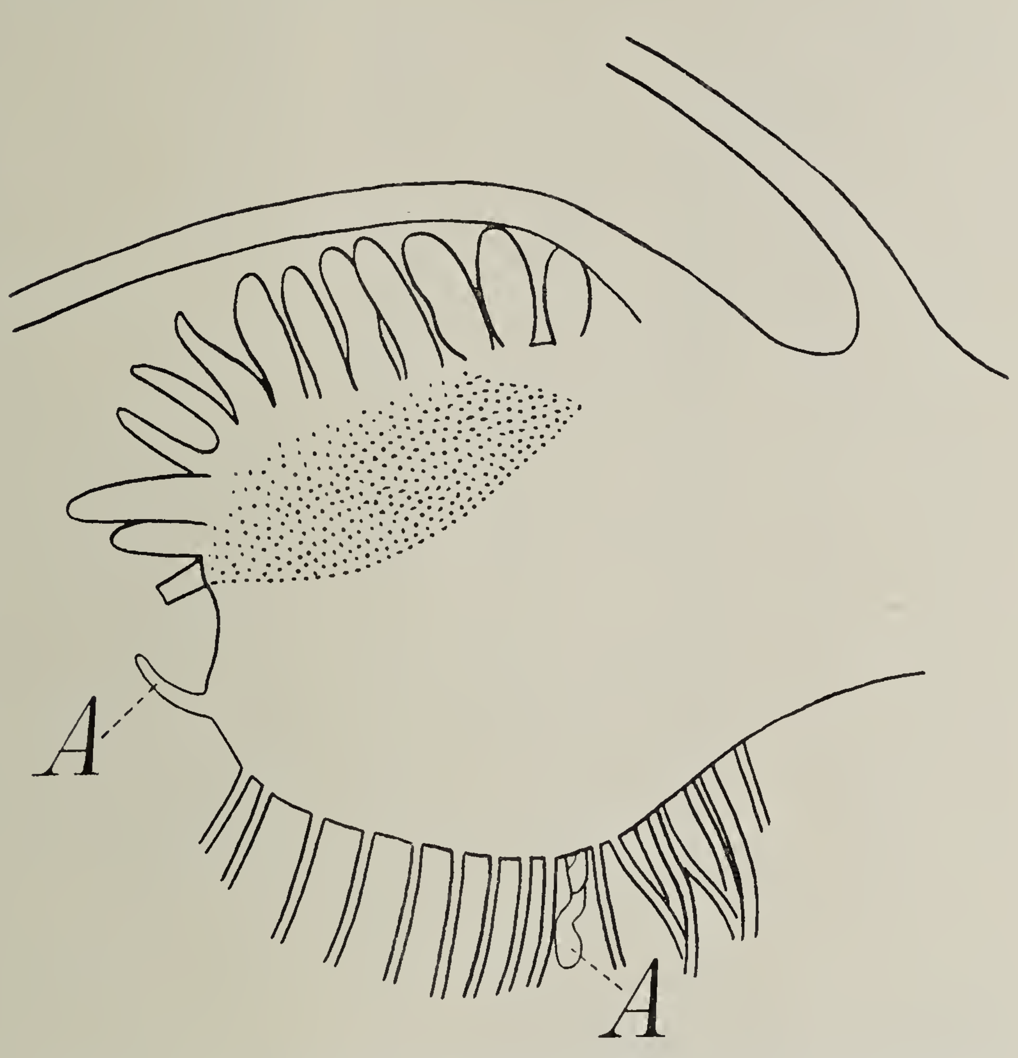


Fig. 95. T. saccatus. Längsschnitt einer weiblichen Blüte, *A* längs getroffene Amphigastrien.

1) pag. 316. Dort sind die Resultate der hier ausführlicher mitgeteilten Untersuchungen schon in Kürze angeführt.

Die Archegonien von Tylim. saccatus treten in großer Zahl (30 und mehr) auf (Fig. 95). Das Gewebepolster, dem sie aufsitzen, zeigt keine festen Reservestoffe, offenbar sind diese, namentlich die Kohlenhydrate, wie bei andern Marsupiferen in gelöster Form vorhanden (Inulin u. a.). Auf der Unterseite des Gewebepolsters bilden sich früh schon Rhizoiden, die aber dickwandiger und kürzer sind, als die gewöhnlichen. Sie dringen auch nicht in den Boden ein, ich fand die Beutel nie im Boden steckend, sondern nur zwischen anderen Moosen verborgen. Der alte Namen „geokalycee“ Jungermannien paßt also auf Tylimanthus überhaupt nicht und dies ist einer der Gründe, welche mich veranlaßt haben, derartige mit einem Beutel (Marsupium) ausgerüstete Formen als marsupifere Jungermannien zu bezeichnen. Als Wasserreservoir kann der Beutel nicht viel in Betracht kommen, da die Pflanze nur sehr feuchte, schattige Standorte bewohnt, vielmehr dient er, wie früher schon hervorgehoben, hier vor allem der Ablagerung von Reservestoffen, welche der Embryo dann später verbraucht. Die Archegoniengruppe kommt in eine seichte Vertiefung zu liegen (vgl. Organographie, Fig. 210, II, III) und wenn eins der Archegonien befruchtet ist, wächst das Gewebepolster zu dem — zunächst ganz soliden, nicht hohlen — „Beutel“ heran. Unterhalb unbefruchtet gebliebener Archegonienstände sieht man nicht selten zwei dünne Seitenzweige auftreten. Die Aushöhung des Beutels erfolgt lediglich durch den Embryo, welcher in das Gewebe unterhalb des Archegoniums hinabdringt. Sein dicker, spindelförmiger Fuß macht ihn dazu besonders geeignet. — Zwischenstufen zwischen dem spindelförmigen Embryo und dem reifen Sporogonien lagen in meinem Materiale nicht vor. Es sei deshalb auf das fertige Stadium kurz übergegangen. In diesem ist wirklich ein hohler Beutel oder Sack vorhanden, da der Embryo den mittleren Teil der ursprünglich soliden Gewebemasse aufgelöst hat. Sein Fuß ist am Grunde des Beutels angelangt (Fig. 97, III) und von ihm geht ein eigentümliches Gebilde aus, das „Involucellum“ der Hepatikologen. Dieses ist eine kragen-

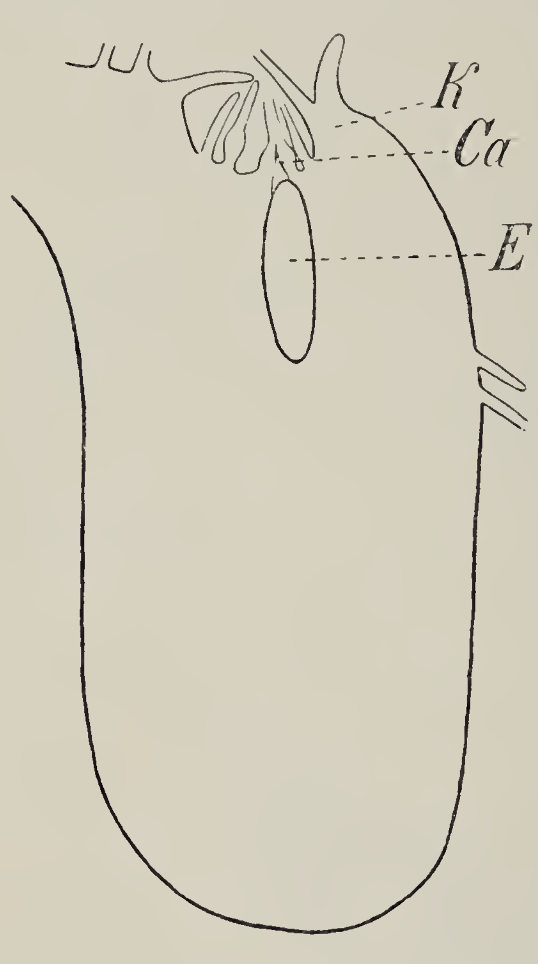


Fig. 96. T. saccatus. Längsschnitt durch ein „Marsupium“. *E* Spindelförmiger Embryo, *Ca* Calyptra (aus dem etwas vergrößerten Archegoniumbauch bestehend), *K* kragenförmiger Wulst auf der Spitze des Marsupiums.

förmige, vom Fuß des Sporogoniums ausgehende Wucherung, die ziemlich weit (etwa $^3/_4$ der Länge) im Beutel hinaufragt, doch sah ich es in den untersuchten Fällen nie die Mündung erreichen. Macht man einen Querschnitt durch den Sack, so findet man im obersten Viertel in der Mitte nur den Sporogonstiel (in Fig. 97, II verschrumpft), weiter unten sieht man das „Involucellum" (welches bei dem in Fig. 97, II abgebildeten Schnitt etwa 6 Zellschichten dick war) als ringförmige Gewebezone der Innenfläche des Sackes anliegen, von dieser hebt sich das Involucellum dadurch scharf ab, daß die ihm angrenzenden Zelllagen des Sackes leer und zusammengefallen sind. Sie sind vom Involucellum ausgesogen. Dies ist nämlich, wie ich schon früher hervorhob [1]), biologisch nichts anderes als ein Haustorium, morphologisch ein Auswuchs der angeschwollenen Basis des Sporogons (des „Fußes"). Es ist lehrreich zu sehen, wie das Haustorium hier in Verbindung mit der Gestalt der Umgebung des Sporogons sich gestaltet hat: es wird durch diesen kragenförmigen Auswuchs die Ausnützung der Reservestoffe in dem durch die Bohrtätigkeit des Embryos sich bildenden Beutel ermöglicht, ähnlich wie der Kotyledo einer Kokosnuß den Raumverhältnissen im Embryosack entsprechend sich zu einem faustgroßen Gebilde gestaltet. Der Name Involucellum ist also überflüssig und zudem von einer unhaltbaren Vorstellung aus gebildet: es handelt sich nicht um eine Hülle, sondern um ein Saugorgan, die Bezeichnung Haustorialkragen ist deshalb zweckmäßiger.

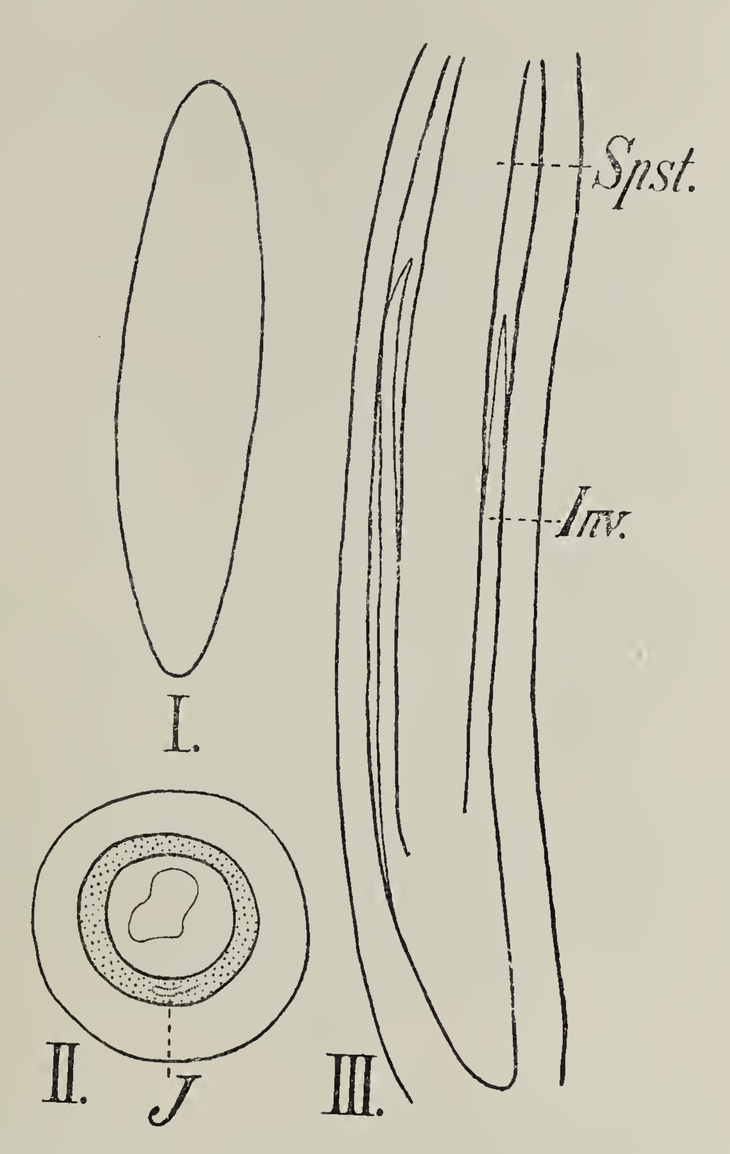


Fig. 97. Tylimanthus saccatus. I. Längsschnitt eines jungen Embryos. II. Querschnitt durch den basalen Teil eines Marsupiums, aus welchem das Sporogon schon hervorgetreten war; *J* Haustorialkragen (Involucellum). III. Längsschnitt durch den basalen Teil eines Marsupiums; *Spst* Sporogonstiel; *I* wie in II.

---

1) Organographie, pag. 317. Selbstverständlich kann im „Involucellum" vorübergehend Anhäufung von Baumaterialien eintreten.

Tylimanthus tenellus.

Von dieser Art standen mir Herbarexemplare zur Verfügung, sie ist aus Neuseeland von verschiedenen Standorten bekannt. Amphigastrien sind — im Gegensatz zu den bisherigen Angaben — auch hier vorhanden, sie gehen hinter der Sproßspitze offenbar bald zugrunde. Ihren Bau habe ich nicht näher untersucht.

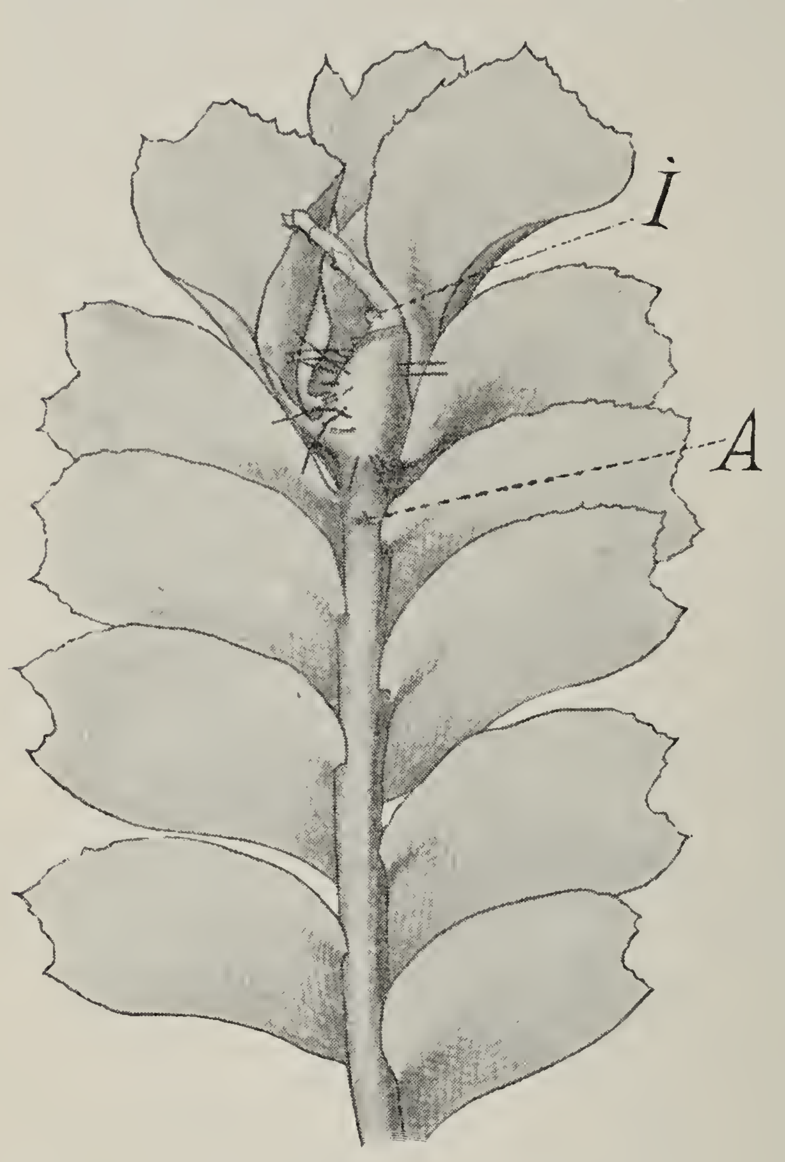
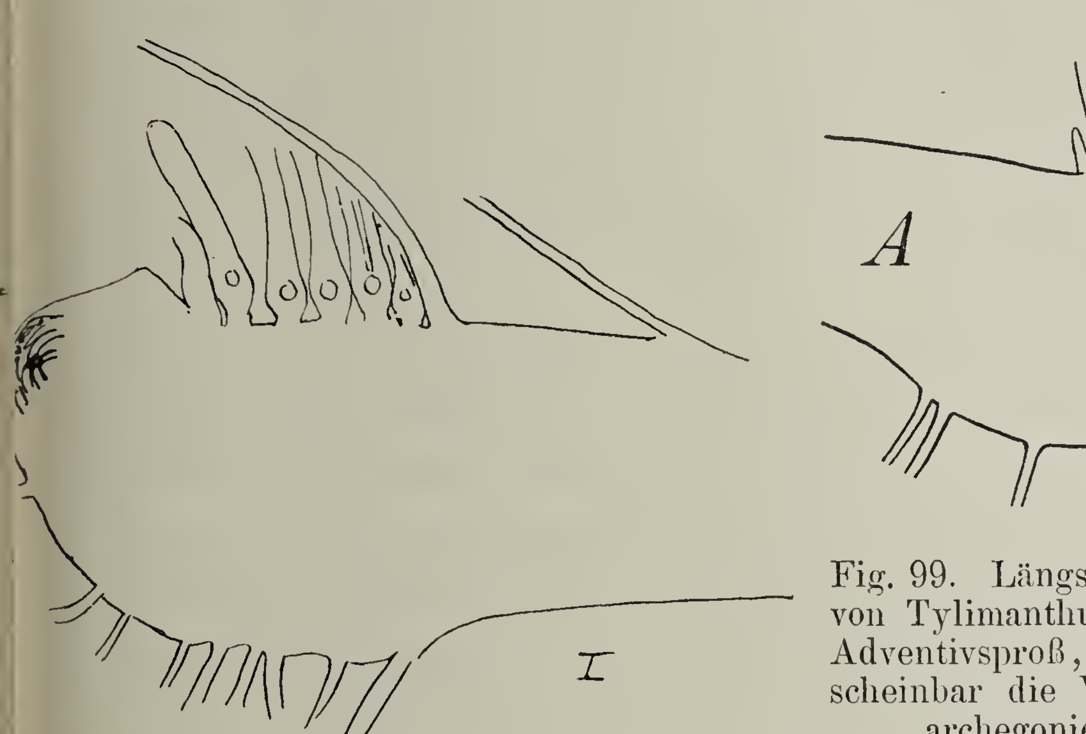


Fig. 98. Tylimanthus tenellus. Gipfel einer weiblichen Pflanze von unten, *A* ein Amphigastrium. Darüber die terminale Anschwellung, das Sproßende, welche auf ihrer Oberseite die Archegoniengruppe trägt, auf der Unterseite die Rhizoiden, bei *I* zwei Innovationssprosse.

Die Archegoniengruppe ist ganz ebenso wie bei Tyl. saccatus auf die Sproßoberseite verschoben. Geschützt ist sie im Jugendstadium durch die großen Seitenblätter, deren Insertion gleichfalls großenteils auf die Sproßoberseite gerückt ist. Ich vermute, daß die Befruchtung vor sich geht, solange noch die Archegoniengruppe von den oberen Seitenblättern eingeschlossen ist. Diese sind nämlich so eingerollt, daß sie eine nach vorne offene Röhre bilden, durch welche die Spermatozoiden hereingelangen können. Die Archegoniengruppe sitzt in einer seicht muldenförmigen Vertiefung der Oberseite, die Sproßunterseite ist etwas angeschwollen und trägt Rhizoiden; findet die Befruchtung statt, so bildet sich ein dicht mit langen abstehenden Rhizoiden bedeckter „Beutel", dessen Entwicklung mit der oben für T. saccatus geschilderten übereinstimmt.

Findet die Befruchtung nicht statt, so tritt eine vegetative Weiterentwicklung am archegonientragenden Sproßstück ein (Fig. 98). Man könnte glauben, dieses wachse an der Spitze vegetativ weiter, man findet nämlich später scheinbar die Archegoniengruppe auf der Oberseite eines vegetativ ausgewachsenen Sprosses (Fig. 99); die Stelle, an der man die Gruppe zu suchen hat, ist ja leicht kenntlich durch die rhizoidenbildende Anschwellung auf der Sproßunterseite. Ein solches Weiter-

wachsen, wie Gottsche es früher für Calyp. ericetorum auch annahm, stände aber im Widerspruch mit der Akrogynie der foliosen Lebermoose. Tatsächlich ließ sich auch, trotzdem nur wenig Material zur Verfügung stand, zeigen, daß die vegetative Sprossung nicht durch Weiterwachsen der archegonientragenden Sproßachse erfolgt, sondern dadurch, daß an dem Vorderende der Anschwellung, welcher oben die Archegoniengruppe aufsitzt, ein vegetativer Sproß endogen angelegt (Fig. 99, I A) wird, er zerdrückt und durchbricht die ihn ursprünglich bedeckenden Zellschichten und auch an älteren Stadien kann man sehen, daß die oberste Zellschicht des fertilen Sproßendes sich nicht in die des Innovationssprosses fortsetzt. Häufig entstehen zwei Sprosse, die in ihrem



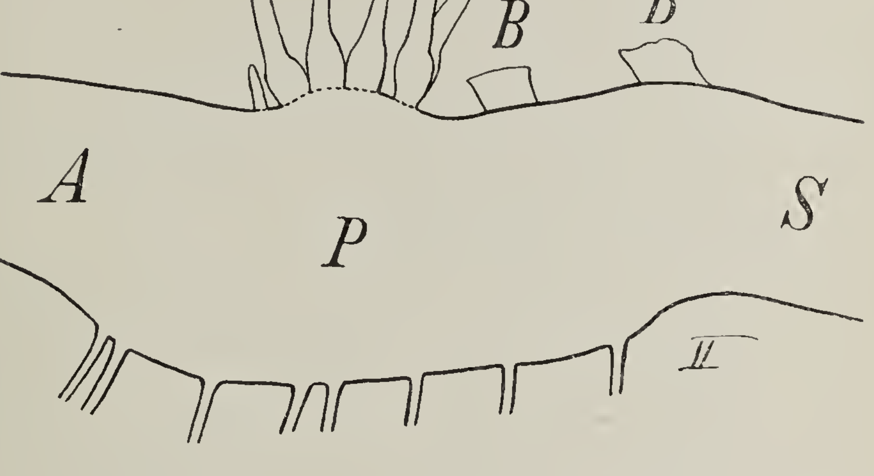


Fig. 99. Längsschnitt durch einen weiblichen Sproß von Tylimanthus tenellus I. Jung mit endogenem Adventivsproß, II älter, *A* Innovationssproß, der scheinbar die Verlängerung von *S* bildet, *P* das archegonientragende Polster, *B* Blätter.

basalen Teile auch vereint wachsen können. Es mag dahin gestellt bleiben, ob wirklich zwei getrennte Sprosse angelegt werden oder etwa an der Basis des erstgebildeten frühzeitig ein Seitensproß auftritt. Beides ist ja möglich, die Entscheidung dieser Frage, die nur ein untergeordnetes Interesse hat, aber ist nur an einem reichen Material möglich.

Gottsche[1]) sagt, „bei G. tenella habe ich einmal gefunden, daß in der Höhlung des saftigen Fruchtsackes, welche natürlich durch die Haube ausgekleidet[2]) wird und deren Wahrzeichen, der Halsteil des Archegoniums noch auf dieser Höhlung stand, zwei solche ebengeschilderte Früchte sich fanden. Man müßte hier annehmen, daß das Innere eines Archegoniums (denn seine äußere Zellwand bildet ja eben später die Haube), die Fruchtzelle, sich geteilt habe.“ Der Grund zu einer solchen Annahme fällt nunmehr weg, nachdem nachgewiesen ist, daß

1) Neue Untersuchungen über die Jungermanniae Geocalyceae, p. 63.

2) Was, wie wir oben sahen, nicht der Fall ist.

die Anschauung, daß das befruchtete Archegonium in den Fruchtsack hineinwachse, irrig ist. Wie oben gezeigt, wächst nur der Embryo in das nach der Befruchtung bedeutend heranwachsende Sproßgewebe hinein. In dem von Gottsche beobachteten Falle handelte es sich also wahrscheinlich darum, daß zwei Archegonien befruchtet worden waren, also zwei Embryonen in das Sproßgewebe hineinwuchsen, welches nicht „durch die Haube ausgekleidet“ ist.

Die oben beschriebenen Tylimanthusarten zeigen, daß bei den Lebermoosen nicht nur die männlichen, sondern auch die weiblichen Blüten dorsiventral ausgebildet sein können, da die radiäre Ausbildung, welche ja bei der großen Mehrzahl der Formen vorherrscht und bei den männlichen und weiblichen Blüten der Laubmoose soweit wir wissen, ausnahmslos vorhanden ist, zweifellos die ursprüngliche ist (vgl. das bei Besprechung der dorsiventralen Laubmoose Angeführte), so haben wir hier die bedeutendste Abänderung der Symmetrieverhältnisse vor uns, die bei den Bryophycen vorkommt: die Dorsiventralität erstreckt sich auch auf die Blütenbildung.

Fragen wir uns, welche andern Lebermoosgattungen, speziell solche des australisch-neuseeländischen Florengebietes, denselben „Blüten“typus wie Tylimanthus aufweisen, so sind hier Marsupellopsis und Marsupidium zu nennen. Marsupellopsis cinerascens [1]) (Gymnanthe cinerascens) ist vegetativ durch die Bildung ähnlicher, warzenförmiger Zellwandverdickungen ausgezeichnet, wie sie oben für Marsupidium setulosum beschrieben wurden. Wenn Berggren sagt: „The female plant repeatedly producing flowers at the swollen decurved apex of the procumbent stem, which apparently continues its growth beyond the flower“, so ist dies wohl zweifellos ebenso aufzufassen, wie der analoge Vorgang, der oben für Tyl. tenellus dargelegt wurde, d. h. es sind die Blüten auch hier, wie bei allen akrogynen Lebermoosen, terminal, und es stellt sich ein Innovationssproß in die Verlängerung des Hauptsprosses, wenn die Blüte steril geblieben ist. Daß die Pflanze mit Tylimanthus nahe verwandt ist, ist zweifellos.

Denken wir uns die weibliche Blüte von Tylimanthus statt am Ende des Hauptsprosses auf einen kurzen Seitensproß verlegt, so erhalten wir ein Verhältnis, wie es sich bei der Gattung Marsupidium findet, welche mit verschiedenen Arten in der neuseeländischen Flora vertreten ist. Die Marsupien entstehen hier teils an der Basis der be-

---

1) Vgl. Berggren, On New Zealand Hepaticae, Lund 1898, pag. 37. Die Pflanze ist auf der Südinsel am Bealey-Fluß gefunden.

blätterten Sprosse (Fig. 100, I), teils an den rhizomartigen, kriechenden Teilen der Pflanze, die zerschlitzten Involucralblätter, welche die auf dem Ende der fertilen Kurztriebe stehende Archegoniengruppe umgeben, sichern die Befruchtung, indem sie, wie häufig, Wasser kapillar festhalten. Auch hier entsteht als Anschwellung auf der Unterseite die fleischige, später den Beutel bildende, ursprünglich aber solide Gewebemasse. Zwar habe ich die Entwicklungsgeschichte des Marsupiums nicht lückenlos verfolgen können, wohl aber junge, in das solide Gewebe des Beutels eingedrungene Embryonen beobachtet, was ganz mit dem von Tylimanthus Angegebenen übereinstimmt; der Vorgang verhält sich also nicht, wie Berggren — in Übereinstimmung mit der bisherigen Auffassung — ihn schildert, wenn er von dem fertilen Kurzzweig sagt „It is extremely short with the tap-like enlargement at the apex sunk in the ground and bearing on its plane dorsal surface the female flower with archegonia. Of these one it fertilized and sinks during the growing of the young marsupium down in the fleshy substance of this!" Auch hier ist es der Embryo, nicht das Archegonium, welcher sich in die (durch den infolge der Befruchtung ausgeübten Reiz) heranwachsende ventrale Verdickung des fertilen Kurztriebes einbohrt[1]). Das



Fig. 100. Marsupidium Knightii. I. Habitus, 25fach vergr., rechts ein Marsupium. II. Längsschnitt durch ein Marsupium (welches noch einen soliden Gewebekörper darstellt). Das befruchtete Archegonium ist nicht getroffen.

1) Dagegen sind die habituell denen von Marsupidinm ähnlichen „Beutel" von Geocalyx graveolens, wie ich mich überzeugte, im wesentlichen nach dem Typus von Calypogeia gebaut, das befruchtete Archegonium also am Grunde des Bechers, der

Eindringen des Embryos wird offenbar dadurch erleichtert, daß das Zentrum der später zum Marsupium werdenden Gewebemasse aus kleinen, plasmareichen Zellen besteht.

Der Embryo verdrängt und verzehrt später die Zellen zum allergrößten Teile. Er besitzt einen Haustorialkragen (Fig. 101), der in den (wenigen) untersuchten Fällen bis zur Mündung des Marsupiums reicht und die charakteristischen geschlängelten Zellen in seinem oberen Teile aufweist, welche an diesem Organe so oft auftreten (Fig. 101, II).

Es ist klar, daß durch die Verlegung der Archegoniengruppe auf einen im Substrat steckenden Kurztrieb diese von Anfang an in besonders geschützter Lage sich befindet. Wir finden diese Erscheinung denn auch, soweit ich sehen kann, bei Lebermoosen, die unter stark wechselnden klimatischen Bedingungen wachsen. So bei dem antarktisch-neuseeländischen Marsupidium und Calypogeia Trichomanes, während bei dem an ständig feuchten Standorten lebenden Tylimanthus die Archegoniengruppen auf den Enden der über das Substrat hervortretenden Sprosse sich finden.

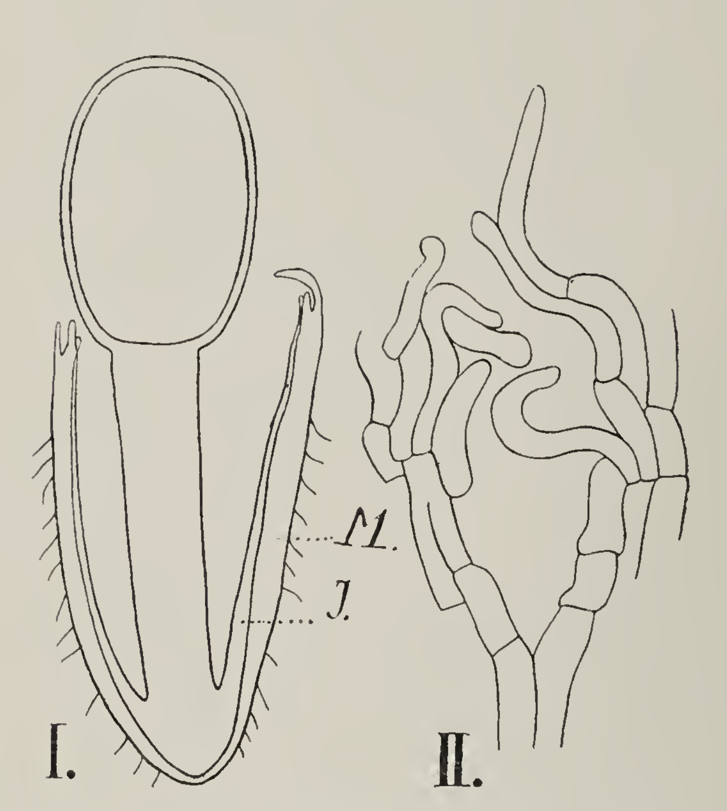


Fig. 101. Marsupidium Knightii. Längsschnitt durch ein Marsupium (M), aus welchen oben das Sporogon hervorzutreten beginnt (der Sporogonstiel streckt sich später noch bedeutend). J Haustorialkragen. II. Tylimanthus saccatus, Rand eines Haustorialkragens mit geschlängelten, stark verlängerten Zellen.

Noch sei ein Wort über die Vegetationsorgane von Marsupidium hinzugefügt. Berggren gibt an, daß von den Rhizomzweigen die einen horizontal wachsen, die andern „go down into the ground". Nur die ersteren sollen „minute leaves" haben, die letzteren dagegen nicht, was sie wurzelähnlich erscheinen lasse. Die von mir untersuchten Pflanzen hatten an allen ihren unterirdischen Sprossen Niederblätter, wenn diese oft auch stark reduziert sind. Nie habe ich die von Berggren beschriebenen blattlosen Sprosse finden können, und ich glaube deshalb annehmen zu dürfen, daß er die reduzierten Blätter an den

hier dicke, fleischige Wände hat. Der Innenraum des auf das befruchtete Archegonium zuführenden Kanals ist mit großen keulenförmigen Papillen ausgekleidet. Auch hier liegt der Neubildungsherd der Zellen unterhalb der Archegoniengruppe. Die Rhizoidbildung an der Außenseite des Marsupiums ist eine weniger ausgiebige als bei Calypogeia.

wurzelähnlichen Sprossen übersehen hat. Bis jetzt sind wirklich blattlose Rhizomsprosse nur bei den Calobryaceen (Calobryum und Haplomitrium) nachgewiesen. — Ob zu diesem ersten Typus von Marsupiferen noch weitere Formen (außer Tylimanthus und Marsupidium) gehören, vermag ich nicht zu sagen. Jedenfalls aber kann er sich mit dem zweiten kombinieren, wie das bei einigen Alicularia-Arten (A. Breidleri, A. haematostica und bei Saccogyna) der Fall ist, worauf unten zurückzukommen sein wird.

Die zweite Gruppe, welche ein nicht durch den Embryo ausgehöhltes, sondern hohl angelegtes Marsupium aufweist, zeigt zwei Typen: im einen Falle handelt es sich um radiäre Blüten, welche durch einen rings um sie emporwachsenden Ringwall von Sproßgewebe von einem Marsupium umschlossen werden (Isotachis), im anderen Fall um dorsiventrale, welche in ein Marsupium versenkt werden, das zwar auch vom Gewebe der Sproßachse gebildet wird, aber dieses ist durch einen etwas abweichenden Vorgang zustande gekommen.

Isotachis.

Wenn ich die zweite Reihe der beuteltragenden Lebermoose mit einer Form eröffne, die man bisher nicht hierher gezogen hat, so bedarf das natürlich der Begründung. Diese soll weiter unten gegeben werden, hier sei nur erwähnt, daß die Beutelbildung von Isotachis wohl hauptsächlich deshalb verkannt wurde, weil man von den wenigen europäischen mit Marsupien versehenen Lebermoosen her gewöhnt war, die Beutel als röhrenförmige Organe rechtwinklig zur Längsachse der kriechenden Stämme in den Boden eindringen zu sehen. Dies ist bei Isotachis nicht der Fall, die Beutel sind hier oberirdisch und ihre Längsachse fällt mit der der beblätterten Sprosse zusammen.

Bei „Arthurs pass“ in Neuseeland sammelte ich J. montana Col. mit Perianthien, aus denen die Stiele der Sporogonen noch heraushingen. Die Struktur des „Perianths“ ist von den Hepatikologen sehr verschieden gedeutet worden.

Mitten[1]), welcher die Gattung begründet hat, hebt als besonders charakteristisch hervor: „the structure of its perianth, which unlike any other Jungmannia is composed of several layer of cells; this thickening of its wall is not owing to the adhesion of the calyptra within, nor to leaves on the external surface.“

Gottsche[2]) hat der Periantbildung in seiner Bearbeitung der Lebermoose von Neu-Granada eine ausführlichere Besprechung gewidmet.

---

1) In Hooker, Antarctic voyage II, 2, pag. 149.
2) Ann. d. scienc. nat. V. série 1., 1864, pag. 120.

Er sagt (a. a. O. p. 122): „In omnibus hisce plantis apex perianthii statu normali foliolis accessoriis vel involucralibus minoribus purpurascentibus obvelatus est nec videri potest, nisi margo apicis (perianthii longitudinaliter discissi) ab interna facie perlustratur . . . In flore multae squamulae involucrales torum pistillorum adhuc nudum circumstant, quae post perianthii formationem et incrementum eodem in calycem attolunter modo ac pistillia sterilia in calyptram. Quarum extimae sistunt illa „3 folia et ampigastrium involucralia interna minutissima“ Mittenii, quae facile praetervidentur et perianthio tantummodo apressa dicuntur, quamquam revera ei accreta sunt; squamulae intimae altius in perianthium attoluntur et ex parte apicem perianthii obvelant, quia eum superant; in perianthiis juvenilibus hae squamae accretae purpurascentes sunt, postea magis decolores finnt.“

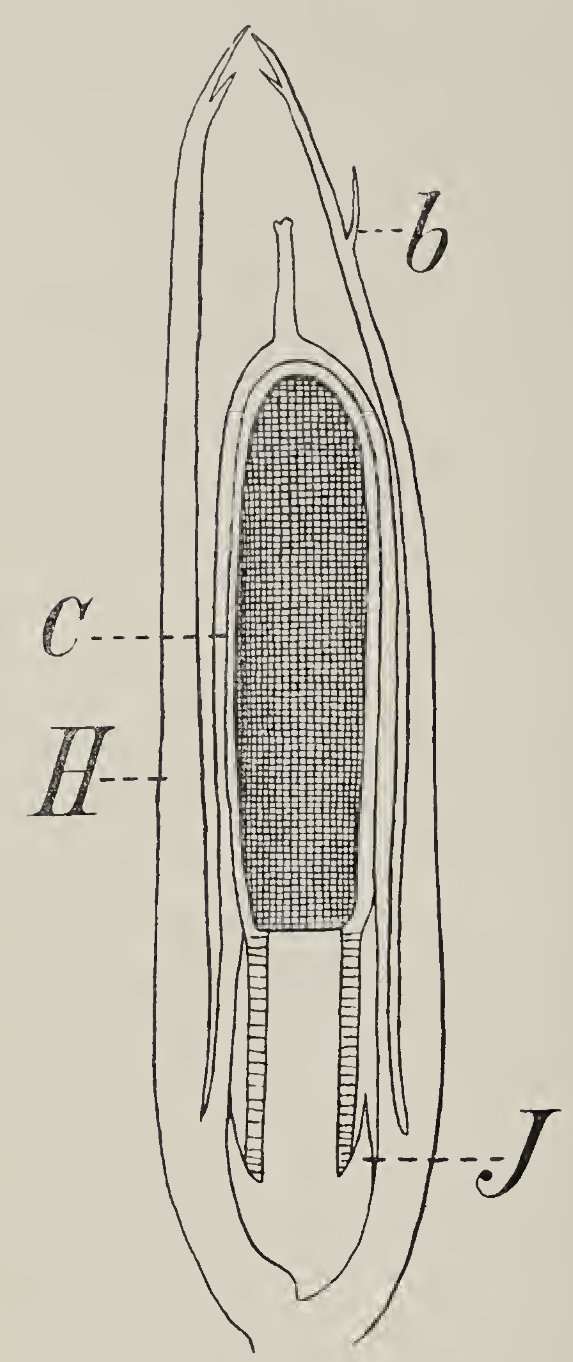


Fig. 102. Isotachis armata. Längsschnitt durch ein Marsupium (H) mit eingeschlossenem, noch innerhalb der Calyptra C befindlichem Sporogon. J Haustorialkragen, b Blatt außen am Marsupium.

Stephani[1]) gelangt zu folgender Darstellung: „If thin longitudinal sections of a well-developed perianth of Isotachis are made, we find them to consist of several layers of cells; the innermost layer, which is shorter, can be traced down to the base, and runs out into a variable number of free laciniae. The outer layer formes what we heretofore have been used to call the perianth; it is longer than the internal layer, the apex of which is perfectly hidden and cannot be seen from above; the apex of the socalled perianth is split into similar irregular laciniae, the outside smooth . . . . .“ Er erwähnt Nardia und Sarcoscyphus und folgert aus dieser Vergleichung, daß die innerste Zellschicht des „Perianths“ von Isotachis das eigentliche Perianth darstelle, die äußern Lagen „bracts“, die länger und mit dem Perianth verwachsen seien, wie dieser Verwachsungsprozeß vor sich gehen soll, wird nicht gesagt.

1) Colenso's New Zeeland Hepaticae, Linnean society's journ, botany 1892, Vol. XIX, pag. 279.

Zunächst sei der anatomische Bau besprochen, weil er ja das augenfälligste Unterscheidungsmerkmal gegenüber den sonst aus einer Zellschicht bestehenden Lebermoosperianthien [1]) darstellt, während die „Hülle“ von Isotachis, wie sie mit einer neutralen Bezeichnung zunächst heißen mag, mehrschichtig ist. Die Zahl der Zellschichten ist im unteren Teil der langzylindrischen nach oben etwas verschmälerten Hülle größer als im oberen, während sie im letzteren nur 3 beträgt, steigt sie unten auf 5—6 (Fig. 109). Charakteristisch ist nun vor allem, daß die mittleren Zellen der Hülle stark verdickte Zellwände haben, während die äußere und innere Zellschicht dünnwandig bleiben, im oberen Teile, wo nur wenig Zellschichten vorhanden sind, sind auch die Wände der innersten Lage mehr verdickt. Die verdickten Zellwände pflegen auch gelblich gefärbt zu sein und der ganze Bau erinnert auffallend an den der „Beutel“ verschiedener geokalyceer Jungermannieen [2]). Tatsächlich ist auch die Hülle, wie sich aus dem folgenden ergeben wird, nichts anderes als ein nicht in den Boden eindringender Beutel. Daß die Verdickung der Zellwände und die Mehrschichtigkeit der Hülle dem innerhalb der Hülle heranreifenden Sporogon Schutz (gegen Austrocknung usw.) in höherem Grade gewährt, als ein einschichtiges Perianth, bedarf keiner weiteren Betonung, das Sporogon reift ja innerhalb einer doppelten Umhüllung vollständig heran und gelangt erst durch die Streckung des

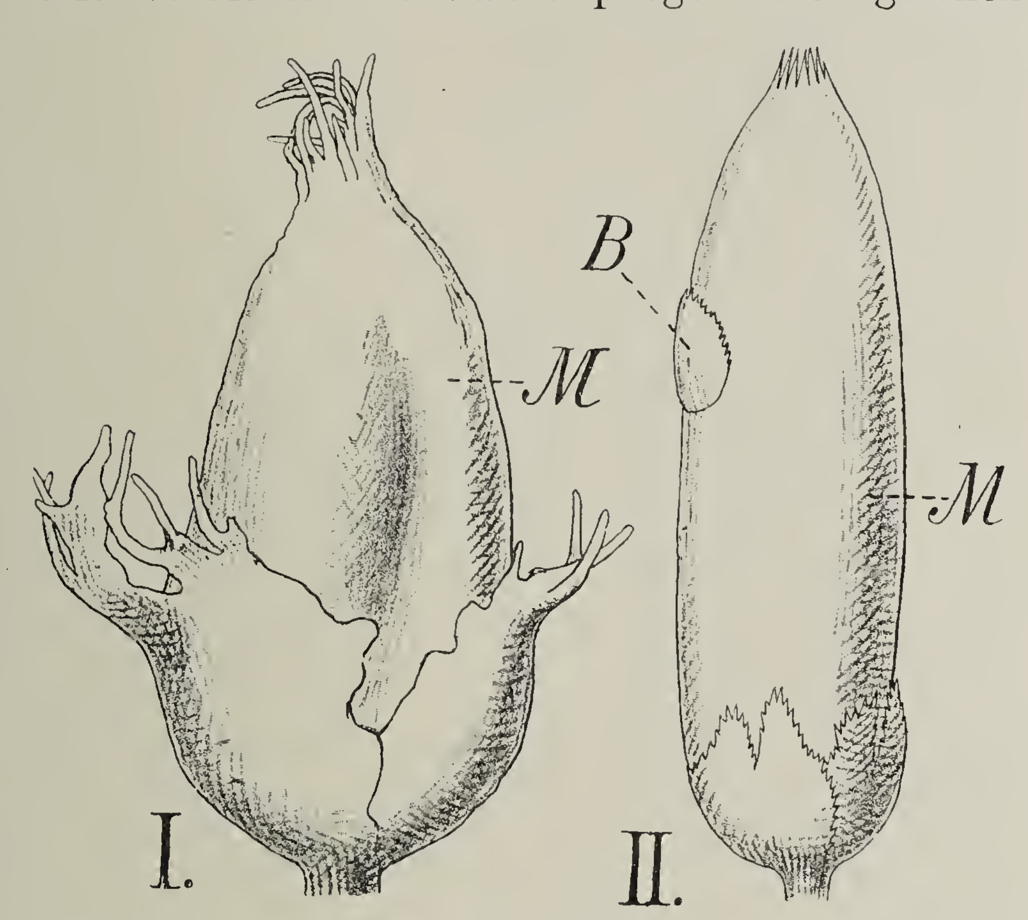


Fig. 103. I. Isotachis montana, das jüngste der bei dieser Art aufgefundenen Marsupien (*M*), ca. 35fach vergr. II. (Schwächer vergr. als I) Isotachis armata mit einem Blatte (*B*) auf der Außenseite.

1) An der Basis sind sie nicht selten 2—3 Zellagen dick, bei einigen Cephalozia-Arten auch weiter oben. Es ist nicht bekannt, wie diese Struktur zustande kommt. Ebenso wie die einschichtig angelegten Blätter mancher Lebermoose durch perikline Teilungen an der Basis mehrschichtig werden, kann dies natürlich auch bei dem Perigon eintreten.

2) Bei Isot. armata zeigt die zweite Zellschicht des Beutels von außen die verdickten Zellmembranen oft dunkel gefärbt.

Stieles nach außen. An der Basis befindet sich ein „Involucellum" (*I* Fig. 102), d. h. eine kragenförmige Wucherung des Sporogonfußes, wie sie bei Marsupiferen so häufig ist.

Ehe auf die Deutung der Hülle näher eingegangen wird, ist zunächst noch ihre Gestaltung zu besprechen. Sie umschließt zunächst innen eine lange, ziemlich zarte Calyptra, welche oben einschichtig[1]), unten mehrschichtig ist und, wie Gottsche hervorhob, abortierte Archegonien in ihrem unteren Teile trägt, ein Beweis dafür, daß der untere Teil der Calyptra eine Stengelcalyptra darstellt.

An ihrer Basis ist die Hülle außen umgeben von einigen ihr anliegenden Blättern (Fig. 103), sie sind aber nicht (oder doch nur ausnahmsweise) mit der Hülle verwachsen, wie Gottsche annahm. Es kommen aber zarte Blättchen auch auf der Außenseite des Perianths vor. Bei Isotachis montana sah ich solche allerdings nicht, wohl aber bei I. armata (Fig. 102 *b*, 103 II *B*) (gesammelt am Pangerango in Java). Hier findet sich, meist im oberen Drittel der Hülle, auf der Außenseite ein sehr zartes, dünnes Blättchen in variabler Höhe, bei manchen Perianthien steht es so hoch oben, daß es nicht als der Außenfläche des Perianths angehörig hervortritt. Um den Verdacht, daß es sich nur um ein abgerissenes, der Hülle anliegendes Blättchen handle, zu beseitigen, untersuchte ich seine Insertion genau und stellte zweifellos fest, daß es auf der Außenseite der Hülle entspringt. Für die Deutung der Hülle ist diese Tatsache von Wichtigkeit. Ganz ähnlich findet man ein Blatt auch gelegentlich auf der Außenseite des „Sackes" von Calypogeia Trichomanes inseriert (vgl. die bekannte Hofmeistersche Abbildung, Tafel V, Fig. 6 und 8 in Ber. der Kgl. sächs. Gesellsch. der Wissensch 1854). Besonders eigentümlich ist die Spitze der Hülle. Hier finden sich einige zarte, nach Gottsche ursprünglich purpurn gefärbte Blättchen, welche bei den von mir untersuchten Perianthien alle schon entfärbt waren. Sie überdecken den Eingang der Hülle und zwar stehen sie einerseits auf der Außenseite, andererseits auch auf der Innenfläche der Hülle, wie auch aus dem Fig. 104 II abgebildeten Querschnitt durch die Spitze einer Hülle hervorgeht. Man sieht dies besonders deutlich auf der Länge nach aufgeschlitzten, von innen betrachteten Hüllen, wie schon Gottsche hervorhebt. Es zeigt sich dann, daß kleine Zellflächen auf der Innenseite der Hülle entspringen, teilweise als annähernd vertikal verlaufende Lamellen, welche sich auch (Fig. 105) auf den Beginn des mehrschichtigen Teiles der Hülle er-

1) Offenbar hat hier das heranreifende Sporogon eine Anzahl Zellen zusammengedrückt. Bei I. armata war die Calyptra in ihrem unteren Teil 7 Zellschichten dick.

strecken. Außerdem entspringen der Innenseite der Hülle, wie namentlich bei I. armata (aber auch bei anderen Arten) festgestellt wurde, Schleimpapillen, die auf einem ein- oder mehrzelligen Stiele sitzen (Fig. 106). Auch der zur Stengelcalyptra werdende Gewebeteil trägt solche. Im obern Teil der Hülle sieht man nach abwärts gerichtete, an ihrer Spitze mit einer Schleimpapille versehene Zellreihen. Das sind offenbar Übergänge zu den an der Innenseite des obern Teils der Hülle entspringenden Lamellen, die wir als weiterentwickelte Schleimpapillen betrachten können. Auch diese Schleimpapillen finden sich im „Beutel" der meisten marsupialen Lebermoose, dort aber meist in größerer Anzahl. „Blüten" traf ich bei I. montana nicht an, wohl aber bei I. inflata (Herbarmaterial). Ein Querschnitt durch den basalen Teil einer Blüte zeigt, daß die Archegoniengruppe umgeben ist von einer geschlossenen Hülle, die wir wohl als Perianth bezeichnen können. Sie weicht allerdings von der sonst üblichen Form der Perianthien dadurch ab, daß sie im obern Teil drei freie Flächen zeigt, der Rand der dem Perianth angrenzenden Perichätialblätter steht teilweise mit der Basis des erstern in Verbindung (Fig. 104, I).

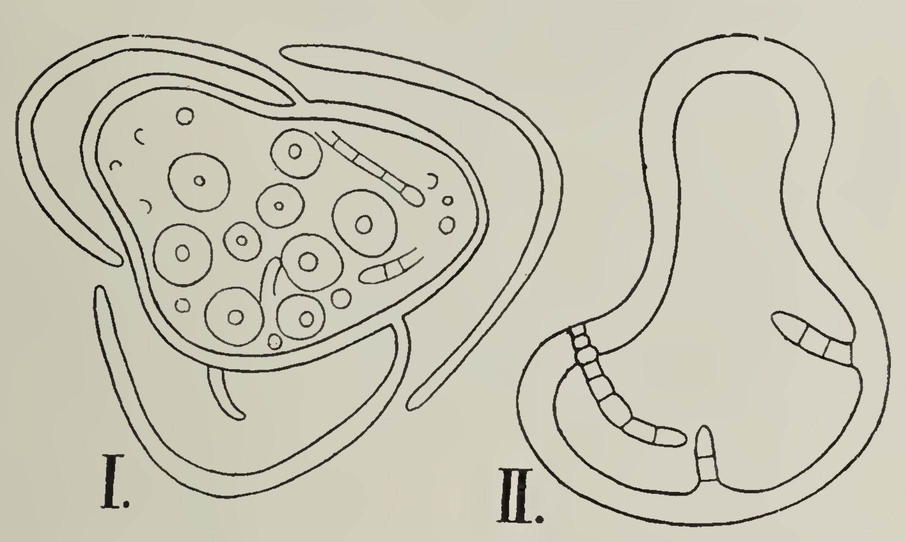


Fig. 104. I. Isotachis inflata, Querschnitt durch eine weibliche Blüte. II. Isotachis armata, Querschnitt durch den oberen Teil eines Marsupiums.

Innerhalb dieser Hülle befinden sich eine Anzahl kleinerer Zellflächen, die wenigstens zum Teil als weiterentwickelte Schleimpapillen zu betrachten sind. Ein Längsschnitt zeigt, daß die Archegoniengruppe auf einer terminalen Erhebung sich befindet (Fig. 107, I), welche später zur Sproßcalyptra wird. Die Enden der Archegonien sind umgeben von den haarförmigen Fortsätzen der Hüllblätter, welche eine Schwammwirkung auf Wassertropfen ausüben, auch die freien Teile des Perianths nehmen an dieser Funktion teil. Zwischenstadien zwischen der „Blüte" und den oben beschriebenen Stadien lagen nur bei I. armata vor. Es sind eigentlich nur zwei Möglichkeiten vorhanden. Entweder es wächst das Perianth wie gewöhnlich nach der Befruchtung interkalar heran und wird durch perikline Teilungen mehrschichtig, oder es wird das Perianth mitsamt den es zunächst umgebenden Blättern und den an seiner Basis stehenden Schuppen durch eine wallförmige Wucherung der Sproßachse emporgehoben. Erstere Möglichkeit erscheint

schon durch das Vorkommen von Blättern auf der Außenseite der „Hülle“ ausgeschlossen, wenn wir die zweite annehmen, ist dieses Vorkommen dagegen leicht verständlich. In Fig. 107 ist die dieser Annahme nach auswachsende Zone der Sproßachse punktiert. Einige Prä-



Fig. 105. Isotachis montana. Oberer Teil eines aufgeschlitzten Marsupiums von innen.

parate von I. armata zeigten denn auch, daß tatsächlich der Vorgang in der angegebenen Weise sich abspielt (vgl. Fig. 107, II). Daraus ergibt sich ferner, daß Stephanis Ansicht, das Perigon kleide den Beutel innen aus nicht haltbar ist, es wird ja das Perigon selbst auf einem Ringwall emporgehoben, der interkalar wachsend allmählich seine definitive Größe erreicht. Auch läßt sich nicht nachweisen, daß die innerste Zellschicht der Hülle eine besondere Endigung hat, die sie als ein dem Perianth entsprechendes Gebilde erkennen ließe. Wie sollte ferner die „Verwachsung“ dieses Perianths mit den Schuppen vor sich gehen? Die ganze Konstruktion geht aus von dem Wunsche, eine Übereinstimmung mit der Perigonbildung anderer folioser Lebermoose herbeizuführen. Isotachis aber hat nur anfangs ein Perigon, später wird dies vertreten durch einen Beutel, d. h. nach der Befruchtung erhebt sich ein aus mehreren Zellschichten bestehender Ringwall des Sproßachsengewebes unterhalb der Archegoniengruppe und bildet durch interkalares Wachstum die Hülle. Diese hebt dabei die die

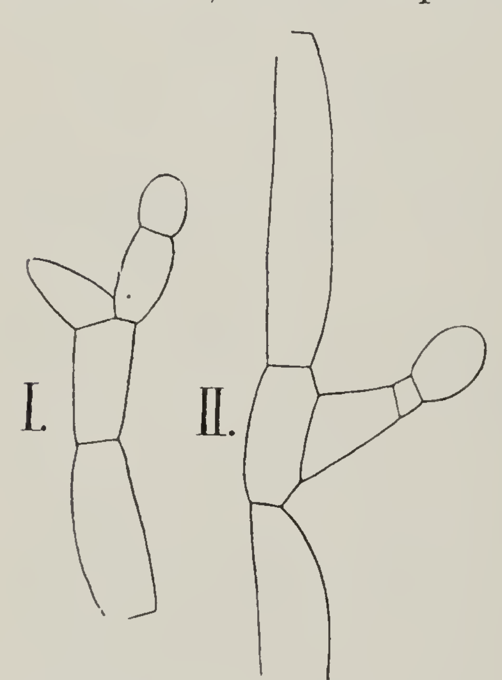


Fig. 106. Schleimpapillen auf Stielen an der Innenfläche des Marsupiums von Isotachis armata; bei II noch drei Zellen der Innenfläche im Längsschnitt.

Archegonien umstehenden zarten Schuppen mit empor, einige werden auf die Innenseite des Ringwalls gleich anfangs verschoben, es ist klar, daß auch auf der Außenseite dabei gelegentlich ein Blättchen stehen kann, wenn auch seine Insertion in die Hebungszone einbezogen wird; je nachdem eine Streckung des Teils der Hülle zwischen diesem Blättchen und den an der Spitze stehenden erfolgt oder nicht, treffen wir es dann auf der Außenseite oder weiter oben an. Von einer „Verwachsung“ ist also keine Rede, es ist vielmehr, wie schon erwähnt, derselbe Vorgang wie bei der Beutelbildung. Auch der Teil der Sproßachse, welcher unterhalb des befruchteten Archegoniums und innerhalb der oben erwähnten

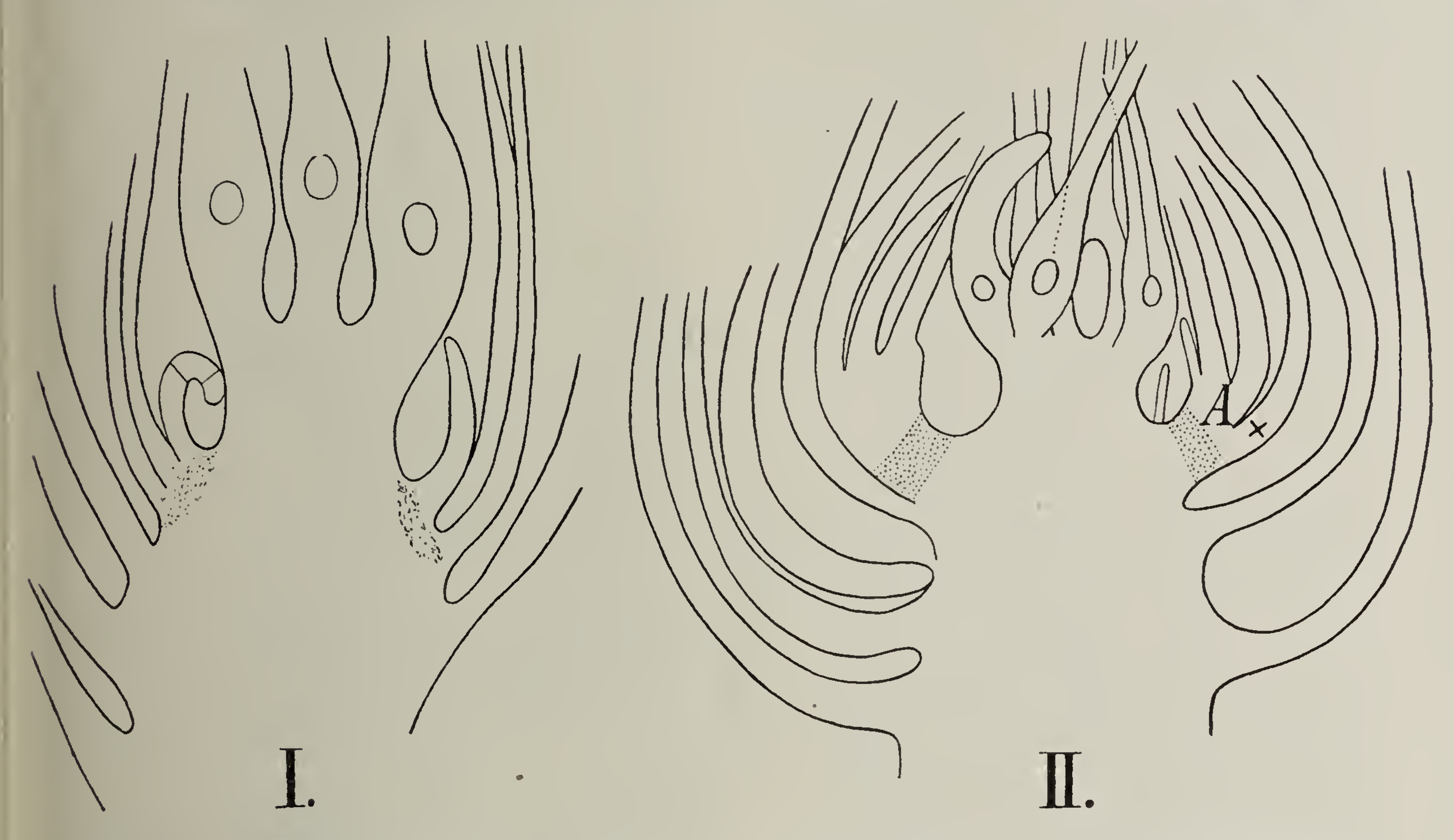


Fig. 107. Längsschnitt durch eine Blüte von Isotachis armata. Die Zone des Sproßgewebes, welche ringförmig auswachsen wird, ist punktiert. II. Ältere Blüte im Längsschnitt, das Marsupium ist schon angelegt.

Ringzone liegt, wächst nach der Befruchtung heran (Fig. 109), aber viel weniger beträchtlich als der peripherische, die Hülle bildende. Der Embryo bohrt sich in das herangewachsene Stengelgewebe ein und letzteres bildet so die Stengelcalyptra, die aber nicht so lang ist, wie die aus dem Archegoniumbauche hervorgegangene.

Der Vorgang ist von der Perigonbildung nicht prinzipiell unterschieden. Auch bei letzterer werden ja die Blätter auf gemeinsam wachsender Zone emporgehoben. Aber hier handelt es sich, ebenso wie bei der Entstehung der sympetalen Korolle, deutlich um eine Ausdehnung der Blattbildung auf eine die Sproßachse umfassende Zone, wie ja auch bei manchen vegetativen Lebermoossprossen eine „Ver-

wachsung" von je drei Blättern eines Blattcyklus stattfindet. Bei der Beutelbildung aber greift die Sproßachse in viel weiter gehendem Maße ein, wir können diesen Vorgang vergleichen mit dem der Bildung des unterständigen Fruchtknotens, oder für Isotachis richtiger gesagt mit dem der Bildung perigyner Blüten. Auch bei diesen hat ja die frühere Morphologie eine „Verwachsung" von Blumenblättern und Staubblättern mit den Kelchblättern angenommen, eine Annahme, die über den Wachstumsvorgang, der dabei stattfindet, ein unzutreffendes Bild gab.

So unerwartet auch die Einreihung von Isotachis in die Marsupiferen sein mag, so unzweifelhaft ist doch die Notwendigkeit dazu.

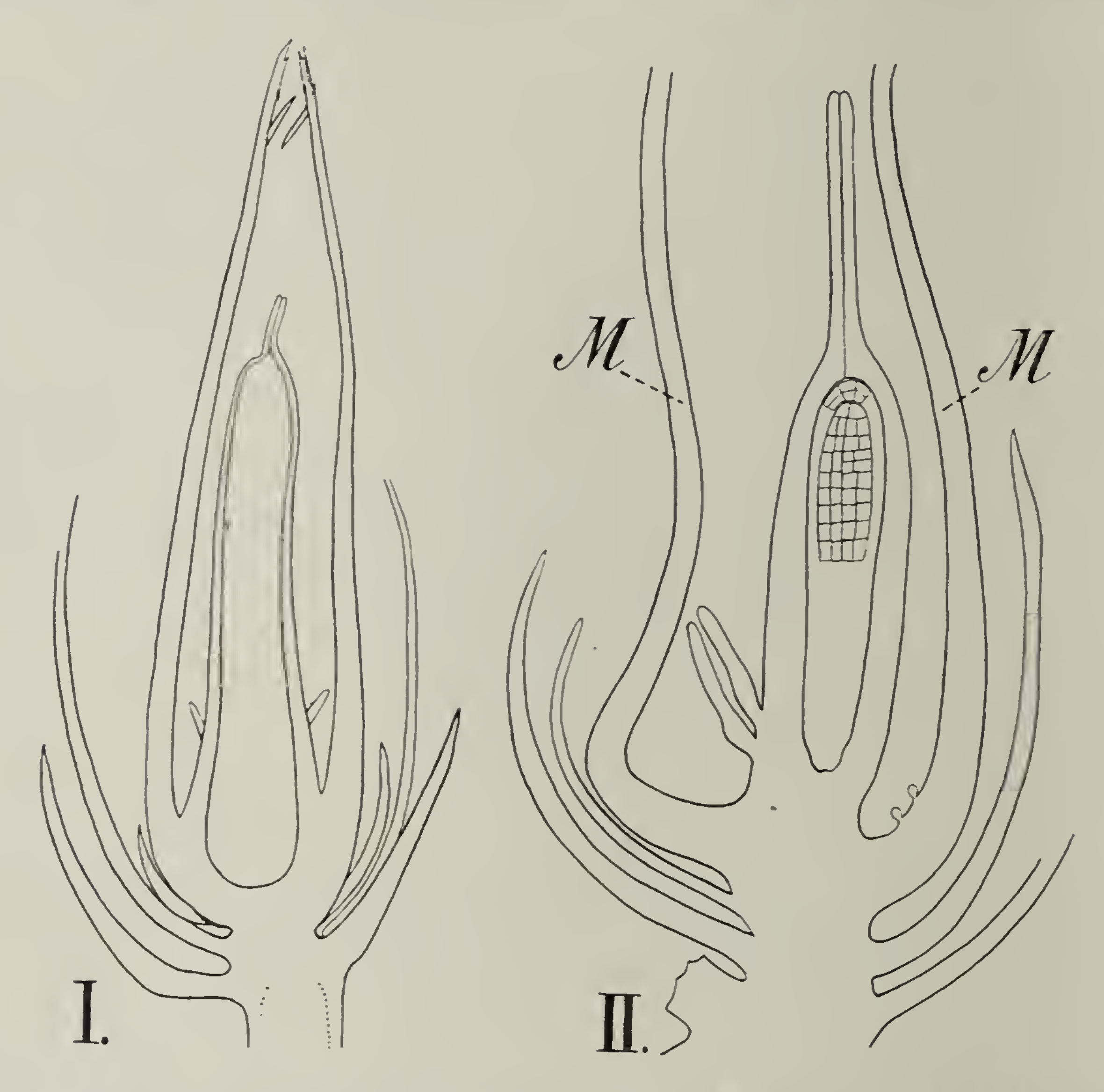


Fig. 108. Isotachis montana. Längsschnitt durch ein Marsupium. II. Isotachis armata. Längsschnitt durch den unteren Teil eines Marsupiums, stärker vergr.

In Isotachis lernten wir einen Fall von Marsupienbildung kennen, der dadurch ausgezeichnet ist, daß die das befruchtete Archegonium umschließende Röhre die Fortsetzung der Sproßachse bildet, weshalb sie eben bisher für ein Perianth gehalten wurde. Bei der Mehrzahl der marsupiferen Jungermanniaceen, von denen im Folgenden einige besprochen werden sollen, ist dies, wie schon erwähnt, nicht der Fall: der Beutel bildet mit der Längsachse des Stämmchens einen Winkel

von etwa 90° und dringt in den Boden ein, ein Umstand, der zu der Bezeichnung „Geokalyceen“ Veranlassung gegeben hat.

Hier möchte ich vor allem betonen (was bisher, auch in der „Organographie“, nicht geschehen ist), daß die erste Voraussetzung für diese Bildung die ist, daß die Archegoniengruppe auf die Oberseite der Sproßachse verschoben, mithin die Blüte, ebenso wie bei Gymnanthe dorsiventral wird[1]). Damit ist die Möglichkeit der von der Sproßachse abweichenden Entwicklungsrichtung des Marsupiums gegeben. Die Archegoniengruppe wird von dem Gewebe der Sproßachse umwallt, das so angelegte Marsupium hat einen längere Zeit funktionierenden Zellbildungsherd an seiner Basis und senkt sich wahrscheinlich infolge von positivem Geotropismus in den Boden. Daß je nach der Lage der Zone der Sproßachse, welche die Umwallung ausführt, auf der Außenseite des Marsupiums Blätter vorhanden sein können oder nicht, daß aber das Marsupium selbst keinen blattbildenden Vegetationspunkt besetzt, wie Schiffner angenommen hatte, wurde früher (Organographie pag. 315) ausgeführt, und eine neuerdings erschienene Abhandlung von Douin[2]), welcher die früheren Arbeiten über den Gegenstand (von Gottsche und Hoffmeister) wohl kaum verglichen hat, bestätigt diese Auffassung, während der Verf. (a. a. O., pag. 105) behauptet „Les botanistes qui l'ont étudiéé jusqu'ici (Gottsche, Hoffmeister[3]) ne me paraissent pas avoir bien observé le phénomène, et les auteurs actuels ont copié leurs erreurs“. Daß letzteres nicht richtig ist — der Irrtum, auf den sich Douin stützt, rührt nicht von Gottsche und Hofmeister, sondern von Schiffner her — zeigt das Zitat aus der Organographie, welche Douin unbekannt geblieben ist. Ich habe die Entwicklungsgeschichte von Calypogeia trichomanis nicht untersucht, aber

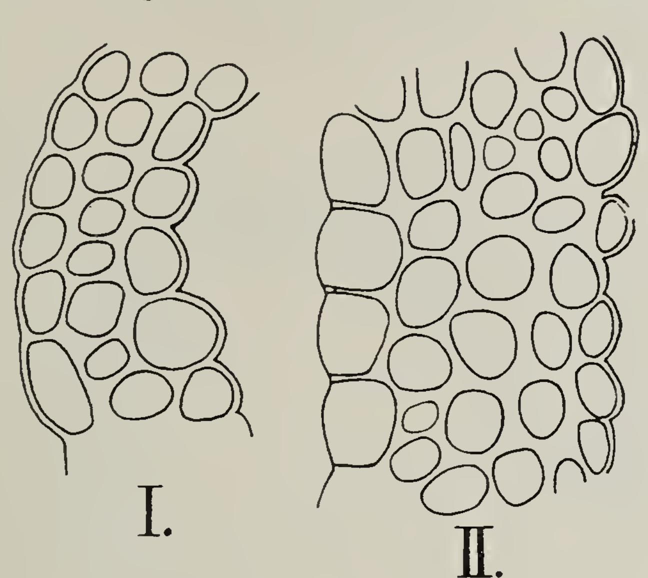


Fig. 109. Querschnitte durch den oberen (I) und den unteren (II) Teil eines Marsupiums von I. montana. Bei I ist die Innenseite nach rechts, bei II nach links gekehrt.

1) Vgl. betr. der Übereinstimmung beider die Bemerkung am Schlusse der Schilderung von Balantiopsis (pag. 152).

2) Douin, Cincinnulus trichomanis, Revue bruyologique 1904, pag. 105.

3) Sic! Daß einzelne Figuren Gottsches nicht ganz der Wirklichkeit entsprechen, ist zweifellos, aber auch nicht zu verwundern, da seine Untersuchungen schon sehr weit zurückliegen.

schon aus den bisherigen Untersuchungen geht hervor, daß die Entwicklung der Marsupien dieser Art so verlaufen wird, wie es in Fig. 110 schematisch dargestellt wird. Die Archegonien stehen auf einem kurzen ventralen Seitenzweig der Hauptachse. Nach der Befruchtung tritt ein starkes, aber ungleichseitiges Wachstum dieses Seitenzweiges ein. Die Blätter 1, 2, 3 bleiben an ihrer Stelle, rücken aber durch Streckung des zwischen ihnen und den Archegonien befindlichen Gewebes der Oberseite der Sproßachse von diesen bedeutend ab, die Archegonien werden nach oben verschoben und kommen auf den Grund eines zunächst ungleichseitigen Bechers zu liegen, an dessen Grunde ein Herd lebhafter Zellteilung ist, wie ich früher (Organographie a. a. O.) schon hervorhob; ob

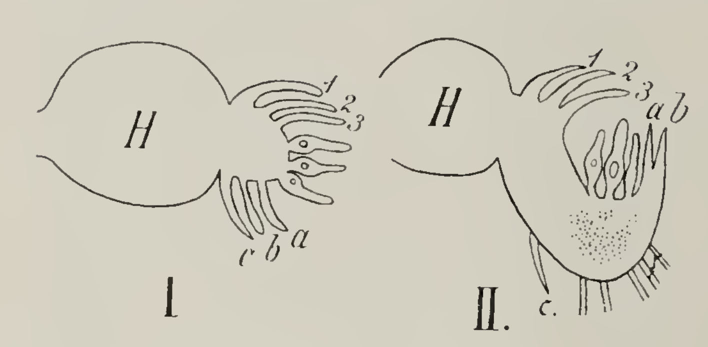


Fig. 110. Schema für die Entwicklung des Beutels von Calypogeia trichomanis. *H* Hauptsproß, an welchem der weibliche Kurztrieb sitzt (in mehr ventraler Stellung, als dies in der Figur gezeichnet ist).

von den Blättern *a b c* alle auf die Mündung des Marsupiums kommen oder, wie im Schema angenommen, nur *a* und *b*, während *c* irgendwo auf der Becherwand inseriert ist, hängt von der Verteilung der Streckungszone, wie bei Isotachis, ab.

Wenn Douin behauptet, daß, wenn kein Archegonium befruchtet werde, „le rameau latéral se continue en rameau ordinaire“, so ist das wohl nur auf seine Unkenntnis der entwicklungsgeschichtlichen Literatur zurückzuführen. Es ist von vornherein anzunehmen, daß auch hier, wie bei Tylimanthus, Calypogeia ericetorum[1]) u. a., die Fortsetzung des fertilen Sprosses durch einen Seitensproß erfolgt.

Die Entwicklungsgeschichte der Marsupien, welche am Ende eines Hauptsprosses entstehen, ist noch nicht untersucht, auch in meinem Materiale fanden sich keine dazu geeigneten Stadien. Indes ist anzunehmen, daß sie sich in keinem wesentlichen Punkte von der für die ventralen Seitensprosse von Calypogeia trichomanis oben skizzierten unterscheidet. Die eine Hälfte der Innenseite des Beutels bildet also die Verlängerung der Stammoberfläche, die andere gehört einem ventral am Stammscheitel entstandenen Halbringwall an, auf welchem ein Teil der Blätter, welche die Archegoniengruppe umstanden, emporgehoben worden ist.

1) Vgl. Leitgeb, Die Stellung der Fruchtsäcke bei den geokalyceen Jungermannien. Sitzungsber. der k.k. Akad. der Wissensch. in Wien 1881, Bd. LXXXIII, 1. Abteil.

Balantiopsis diplophylla (und verwandte Arten).

In derselben feuchten Schlucht in Neuseeland (bei Brunner), in welcher ich Tylimanthus saccatus sammelte, wuchs auch Balantiopsis diplophylla in größerer Menge, ein Lebermoos, welches sehr auffällt durch die Purpurfarbe seiner mit langen, aber freiabstehenden Rhizoiden besetzten Beutel. Hier sind diese von Anfang an hohl. Es wurden in dem Beutelgewebe und auch in dem Beutel selbst an dem Alkoholmaterial oft Sphärite beobachtet, die den bekannten Inulin-Sphäriten gleichen und wie diese in warmem Wasser löslich sind. Es handelt sich wohl um ein im Zellsaft gelöstes Kohlehydrat, welches den heranwachsenden Embryonen zur Nahrung dient; es ist bei neuseeländischen Jungermanniaceen sehr weit verbreitet und tritt auch bei Lethocolea und Acrobolbus in den Beuteln resp. im Sporogonfuß in großer Menge auf. Der Eingang in den Beutel ist durch eigenartige Blattbildungen geschützt. Berggren unterscheidet folia subinvolucralia — d. h. die dem Beutel nächststehenden Stengelblätter, welche größer sind als die übrigen, und eine weniger ausgesprochene Größenverschiedenheit zwischen Ober- und Unterlappen zeigen, sie legen sich flach über den Beutel her — und folia involucralia. Diese stehen am Eingang des Beutels steil aufgerichtet und kegelförmig zusammenneigend (Fig. 111), sie verhindern offenbar ein Eindringen von Wasser in den Beutel, während sie ursprünglich, vor der Beutelbildung, durch ihre Zerteilung

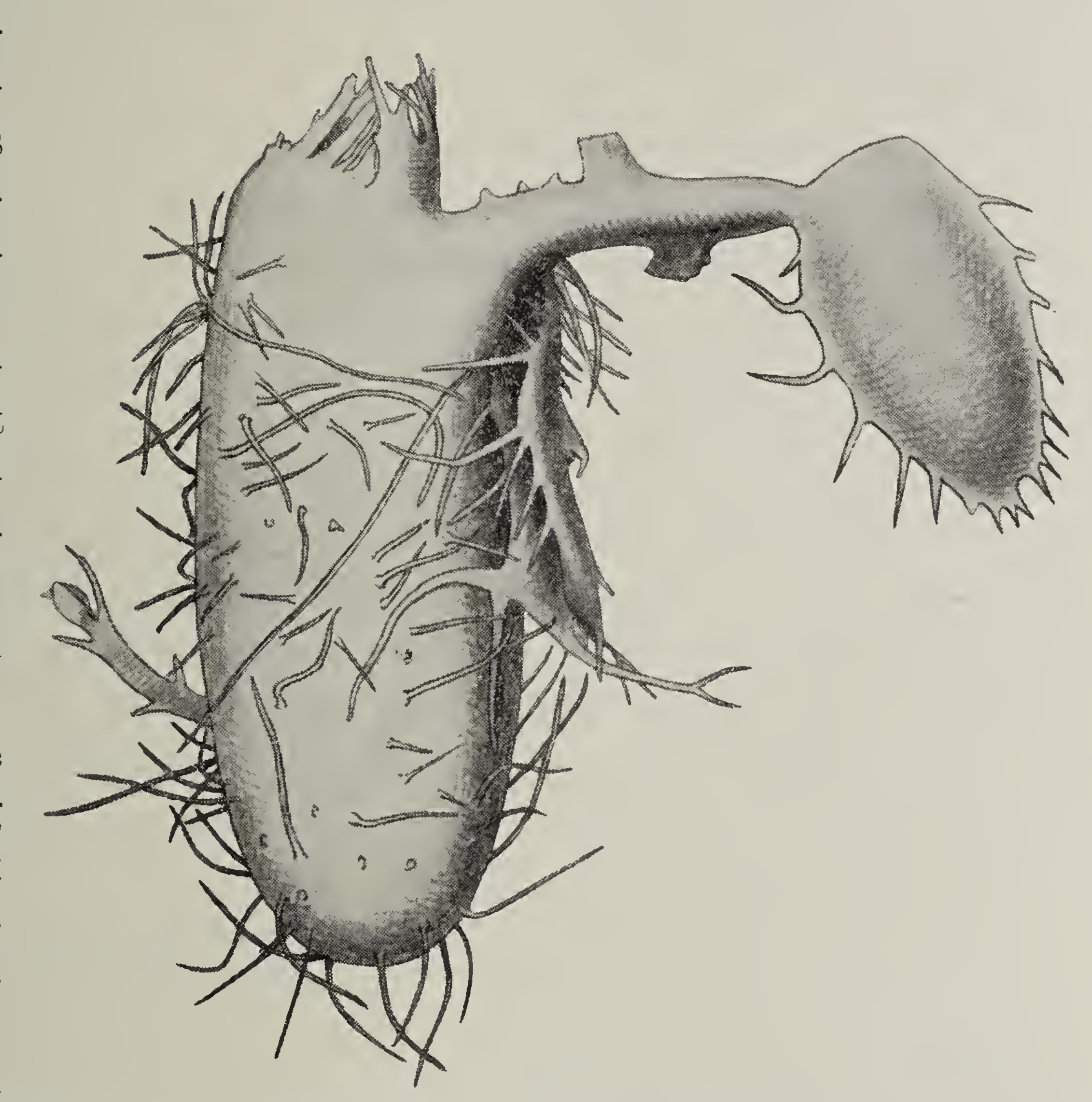


Fig. 111. Balantiopsis diplophylla. Marsupium ca. 19 mal vergr. An der Aussenseite des Marsupiums entspringt ein Adventivsproß. Rechts ein Stück des Stämmchens (Blätter fast ganz entfernt), dessen Endigung der Beutel darstellt.

in feine Zipfel geeignet sind, spermatozoidhaltige Wassertropfen festzuhalten und den zwischen ihnen stehenden Archegonien zuzuführen. Diese können damit um so leichter in Berührung kommen, als sie sehr lange Hälse haben. Es scheint die Befruchtung auch regelmäßig stattzufinden, da zahlreiche Beutel, aber keine sterilgebliebenen Archegonienstände angetroffen wurden. Daß man gelegentlich Blätter an der Außenseite (Fig. 111 rechts) und auch im oberen Teil der Innenseite des Beutels antrifft, kann nach dem, was oben über die Entwicklungsgeschichte auch an Isotachis ausgeführt wurde, nicht befremden; in einem Falle hatte sich auch ein schmächtiger Seitensproß resp. Adventivsproß auf der Außenseite eines Beutels entwickelt (Fig. 111). Die Zellen mit purpurrot gefärbten Wänden (auch die Spitze des den Beutel abschließenden Blattschopfes zeigt diese Färbung) haben eine eigentümliche, netzartige Verdickung speziell der Außenwand. Immerhin aber ist diese Verdickung ganz unbedeutend gegenüber der in den Marsupien von Acrobolbus und Lethocolea unten zu schildernden, was mit dem ständig feuchten Standort zusammenhängen dürfte. An älteren Beuteln lösen sich die äußeren Zellen wie die von Tylimanthus teilweise ab. Wenn Berggren a. a. O. sagt: „the marsupium is quite smooth inside without any protuberances as in some of the other Geocalyceae“, so trifft dies nicht ganz zu[1]). Denn gelegentlich, wenngleich selten, trifft man Protuberanzen, welche Schleimpapillen tragen — eine Tatsache, die des Vergleichs mit andern Marsupiferen halber nicht ohne Interesse ist. Die Archegonien stehen auf dem Grunde des Beutels. Es wird nur eines gewöhnlich befruchtet, nur einmal traf ich ein zweites, dessen Embryo aber offenbar stehen geblieben war.

Wie die Figuren 112 und 113 zeigen, bohrt sich der Embryo in den unteren, dickeren Teil des Beutels ein und werden die sterilen Archegonien auf die „Calyptra“ emporgehoben. Die Entwicklung des kragenförmigen Auswuchses aus der Sporogonbasis ließ sich hier deutlich verfolgen; es reicht aber dieser (am Rande gezackte) Auswuchs viel weniger weit hinauf als bei Tylimanthus, nämlich nur etwa bis zu der Stelle, wo die „Calyptra“ an die Beutelwand ansetzt (Fig. 113, rechts). Wenn wir bedenken, daß einerseits auch bei Tylimanthus die Archegonien in einer Vertiefung der Oberseite stehen, welche durch eine ringförmige Erhebung der Sproßachse zustande kommt (vgl. die Ab-

1) Ebensowenig freilich die Angabe Schiffners (a. a. O., pag. 111) „Fruktifikation . . . einen herabhängenden Sack darstellend, wie bei Tylimanthus, der am Rande von zweispaltigen Schuppenblättern gekrönt und im Innern von solchen ausgekleidet ist (Sperrung von mir. G.)

bildung Fig. 210, III in Organographie II, pag. 316), andererseits bei Balantiopsis der Fuß des Embryos sich in den unteren verdickten Teil[1] des Beutels einbohrt, so sehen wir, daß zwischen den beiden Arten von Marsupien, welche wir nach der Entwicklungsgeschichte unterschieden haben, doch keine prinzipiellen Differenzen bestehen. Durch verhältnismäßig nicht sehr bedeutende Verschiebungen in der Wachstumsintensität bestimmter Zonen kann man eine Form in die andere überführen. In beiden Fällen dient der Beutel einerseits als Verstärkung des Schutzes für den heranwachsenden Embryo, andererseits zur vorläufigen Aufspeicherung von Reservestoffen für diesen.

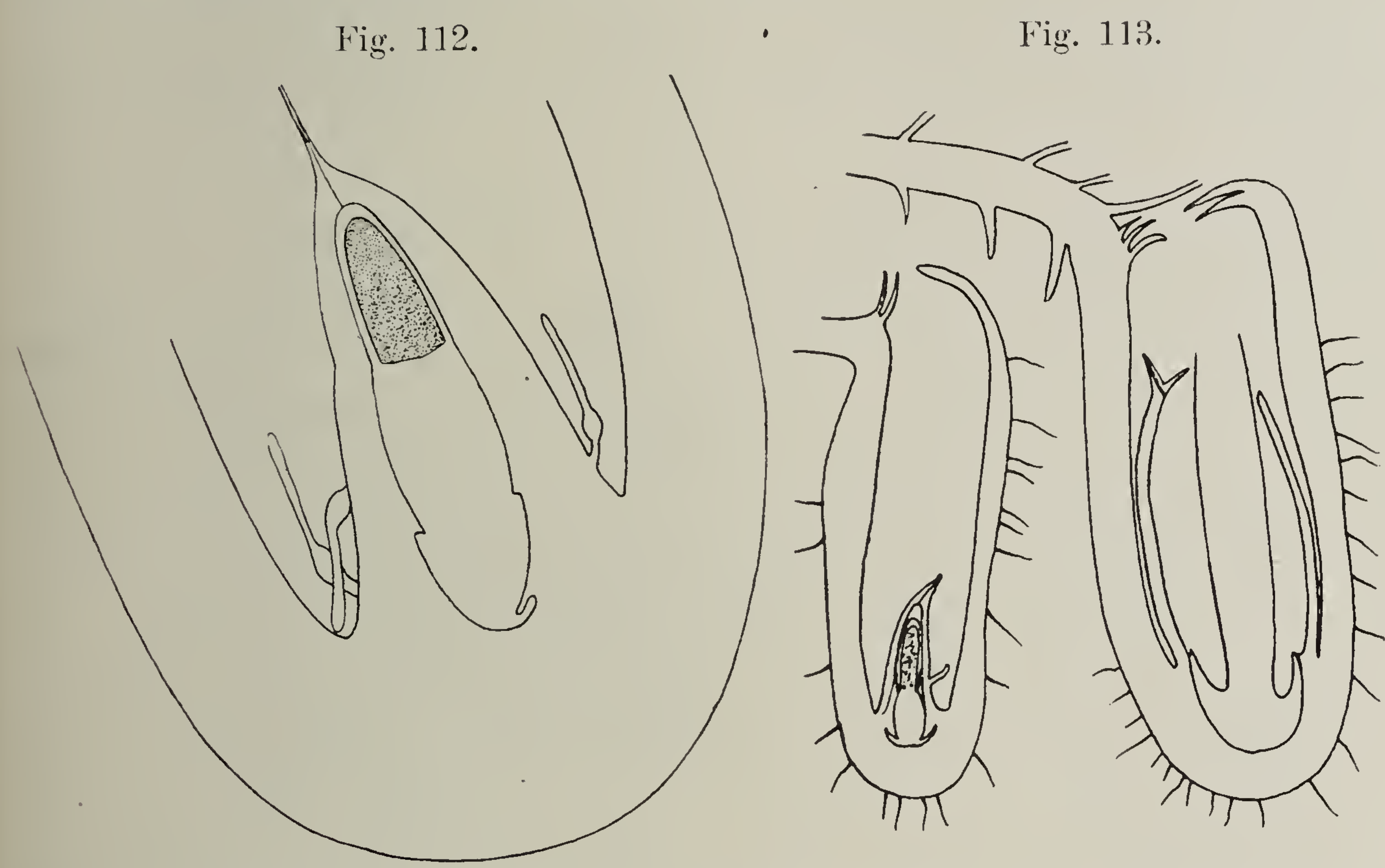


Fig. 112. Fig. 113.

Fig. 112. Balantiopsis diplophylla. Längsschnitt durch den unteren Teil eines Beutels mit befruchtetem Archegonium.

Fig. 113. Balantiopsis diplophylla. Marsupienlängsschnitte, links durch Beutel mit Embryo, welcher etwas älter ist, als der in Fig. 112 abgebildete, rechts Längsschnitt durch einen Beutel, aus welchem das Sporogon schon herausgetreten ist, nur die Stielbasis und der Fuß stecken noch im Beutel, in welchem auch die seitlich durchbrochene Calyptra deutlich erkennbar ist.

Eine Besprechung verdient noch die Blattbildung. Bekanntlich gehört Balantiopsis zu denjenigen Lebermoosen, bei welchen der Blattoberlappen bedeutend kleiner ist, als der Unterlappen. Die Insertion des letzteren am Stämmchen ist eine eigentümliche, sie ist nicht gerade, sondern bildet, wie die Seitenansicht in Fig. 114, I, links zeigt, einen nach hinten offenen Bogen. Die Insertion des Oberlappens ist seiner Größe entsprechend eine viel kleinere, als die des Unterlappens. Auch hier hängt die

1) Umfangreicher als bei Balantiopsis ist dieser bei Saccogyna.

Größendifferenz des Blattes mit der Gesamtsymmetrie des ganzen Sprosses zusammen. Zwar ist die Oberseite als Ganzes gegen die Unterseite gefördert, aber in der Oberseite selbst sind es die unteren Teile der Flanken, welche stärker entwickelt sind, als die oberen. Der hier inserierte Teil des Blattes ist denn auch der größere, weil besser ernährte, auch die Zellen werden hier größer. Es tritt dies auch auf dem Querschnitt durch eine Stammspitze (Fig. 113) hervor. Ursprünglich sind die beiden Blattlappen gleich groß und gleich inseriert. Die Lagenveränderung, welche der Oberlappen erfährt, ist eine verhältnismäßig unbedeutende, es wird sein unterer Rand gehoben, so daß seine Fläche annähernd horizontal steht. Auch der Unterlappen wird so verschoben, daß seine Fläche, welche ursprünglich annähernd vertikal stand, bogenförmig gekrümmt erscheint, die beiden Teile des Bogens stehen schließlich zwar nicht ganz horizontal, aber bilden mit der Vertikalen doch nur einen Winkel von etwa 30°. Dies geschieht durch stärkeres Wachstum der unteren Hälfte der Segmentoberfläche. Die Asymmetrie des Blattes ist auch hier bedingt durch das Verhalten der Sproßachse, welche die Blätter trägt. Die foliosen Lebermoose lösen das Problem, die Blattfläche ihrer Seitenblätter möglichst rechtwinklig zum Lichteinfall zu stellen, auf verschiedene Weise entweder dadurch, daß das ganze Blatt in eine mehr oder minder horizontale Lage verschoben wird, oder dadurch, daß die beiden Blatthälften an ihrer Verbindungsstelle sozusagen zusammengefaltet werden (z. B. Radula u. a.), oder

Fig. 114. Balantiopsis (aequiloba?). Blattinsertion der Seitenblätter auf einer abgerollt gedachten Stammoberfläche rechts und in Seitenansicht des Stämmchens links.

dadurch, daß die beiden Blattlappen wie bei Balantiopsis frühzeitig der Hauptsache nach gesondert sich verhalten und der Unterlappen gebogen und durch entsprechendes Wachstum der Stammoberfläche annähernd in die Längsachse des Sprosses verschoben wird. Eine genauere Verfolgung des Vorganges würde hier zu weit führen.

Acrobolbus.

Im „Nationalpark" bei Sydney fand ich ein Lebermoos, das Mittens Gymnanthe unguiculata nahe steht und wohl mit ihr identisch ist. Diese Form ist neuerdings als Acrobolbus abgetrennt worden. Mitten[1]) beschreibt seine Art folgendermaßen: „caule repente adscendente creberrime radiculoso, foliis imbricatis suborbicalutis, quadratisve inaequaliter sinuato-bilobis lobo dorsali minore bi-tri-spinoso ventrali subquadridendato,

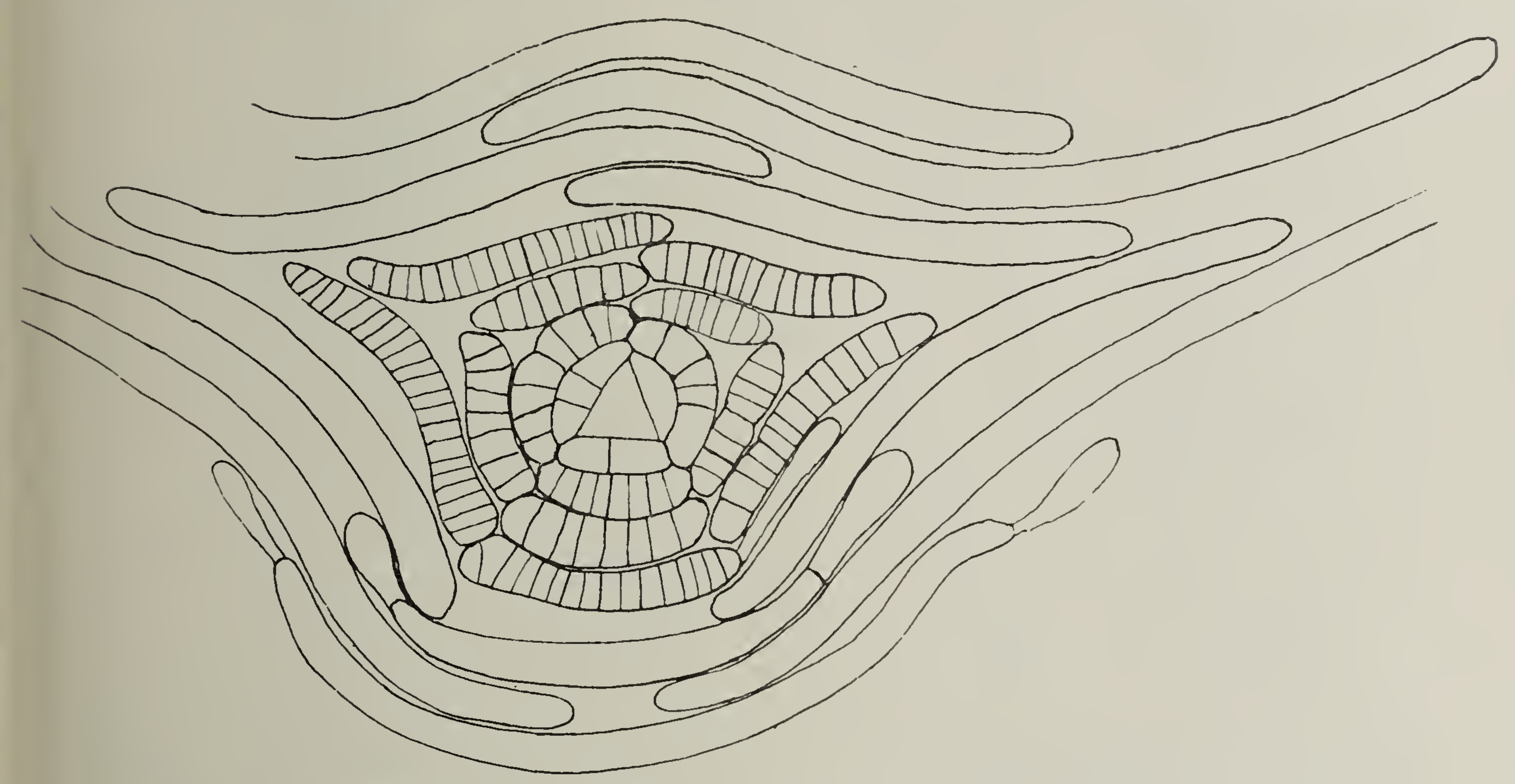


Fig. 113. Balantiopsis diplophylla. Querschnitt durch die Stammspitze.

amphigastriis minutis palmatis bifidisve spinoso dentatis." Eine eingehendere Beschreibung verdanken wir Berggren (a. a. O. p. 27), der hervorhebt: „this very rare species has hitherto not been found in any other country than in New-Zealand and only in a few localities there." Es dürfte also der Standort auf dem australischen Festland[2]) auch pflanzengeographisch von einigem Interesse sein. Berggren hat offenbar schmächtige Pflanzen vor sich gehabt, da er den Beutel nur als 1 cm lang beschreibt.

Was die Amphigastrien anbelangt, so sagt Berggren: „I have not been able to find amphigastria in this species, and believe there

---

1) In Hooker, Flora of New Zealand, Bd. II, p. 144.

2) Auch in Westaustralien bei Perth sammelte ich ein mit dem hier besprochenen nahe verwandtes oder übereinstimmendes Lebermoos.

are none of them, but sometimes apparently stipule-formed emergences proceed from the fixing point of the ventral margin of the leaf, where bundles of rootlets originate.“ Dazu sei folgendes bemerkt: Amphigastrien waren bei den untersuchten Exemplaren stets vorhanden. Allerdings sind sie sehr klein und können der Beobachtung um so leichter entgehen, als sie in den älteren Stammteilen rechtwinklig von der Sproßachse abstehen. Ihre Ausbildung variiert. In Fig. 114, II ist ein zweilappiges abgebildet, das an den Spitzen (der nur durch je eine Zelle gebildeten Lappen) je eine Schleimpapille trägt, in Fig. 114, I die Spitze eines anderen, das in drei mit Schleimpapillen endigende ausgeht, bei andern ist die Zahl der Schleimpapillen eine größere. Die sehr langen und engen Rhizoiden (welche an der Spitze wie die vieler andern foliosen Lebermoose öfters durch Pilzinfektion kugelig angeschwollen sind) entspringen größtenteils auf der Außenseite des auf die Stämmchenunterseite hinabgreifenden Teiles der Seitenblätter, außerdem an der Basis der Amphigastrien und gelegentlich auch aus Zellen der Stammoberfläche zwischen den Blattinsertionen. Die Länge und Enge der Rhizoiden steht ebenso wie die Länge der Beutel und die Gestalt und Anwendung der Blätter (welche bedingt, daß sie schwammartig Wasser festhalten) mit dem nicht ständig feuchten Standort zusammen.

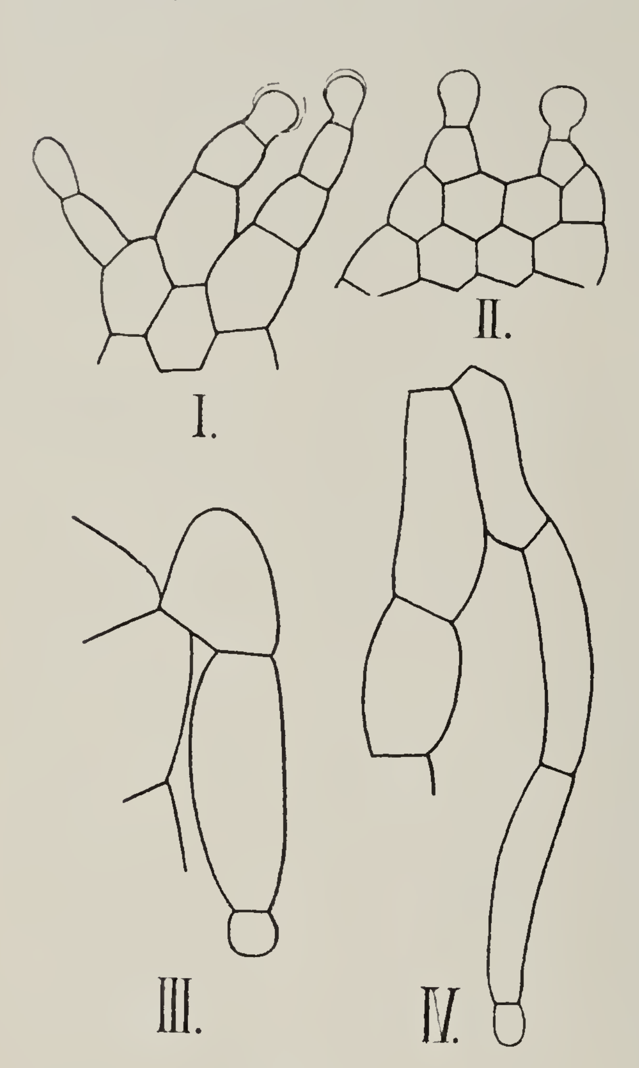


Fig. 114. Acrobolbus unguiculatus. I. u. II. Amphigastrien, III. u. IV. Schleimtragende Zellreihen aus der Innenfläche des Marsupiums entspringend.

Die Pflanze gehört zu den merkwürdigsten Geokalyceen. Schon die Dimensionen der Beutel sind im Vergleich riesige, ich maß solche von $2^1/_2$ cm Länge! Sie sind ursprünglich zylindrisch und dringen, wie schon aus der Lage der Stämmchen hervorgeht, in den Boden ein (Fig. 115), der an manchen Stellen dicht von den Beuteln durchwachsen war. Später schwellen sie an der Spitze keulenförmig an, was durch das Wachstum des Embryos bedingt ist (Fig. 115, III). Die Säcke tragen lange Rhizoiden, sie sind von Anfang an hohl, tragen also die Archegoniengruppe an ihrer tiefsten Stelle. Wie bei Calypogeia sind die Archegonien auf einem Stiel inseriert, der sich später an der Bildung

der Calyptra beteiligt. Mit Calypogeia (vgl. Organographie, Fig. 209) stimmt auch überein, daß die Innenwand der Beutel besetzt ist mit keulenförmigen schleimabsondernden Papillen. Diese stehen auf Zellen oder Zellreihen, welche aus der Innenseite entspringen. Im untern Teile des Beutels sind die Zellreihen nach abwärts gekehrt (Fig. 114, III und IV) und verlaufen etwa parallel der Innenwand, im oberen Teil sind sie schief nach oben gerichtet.

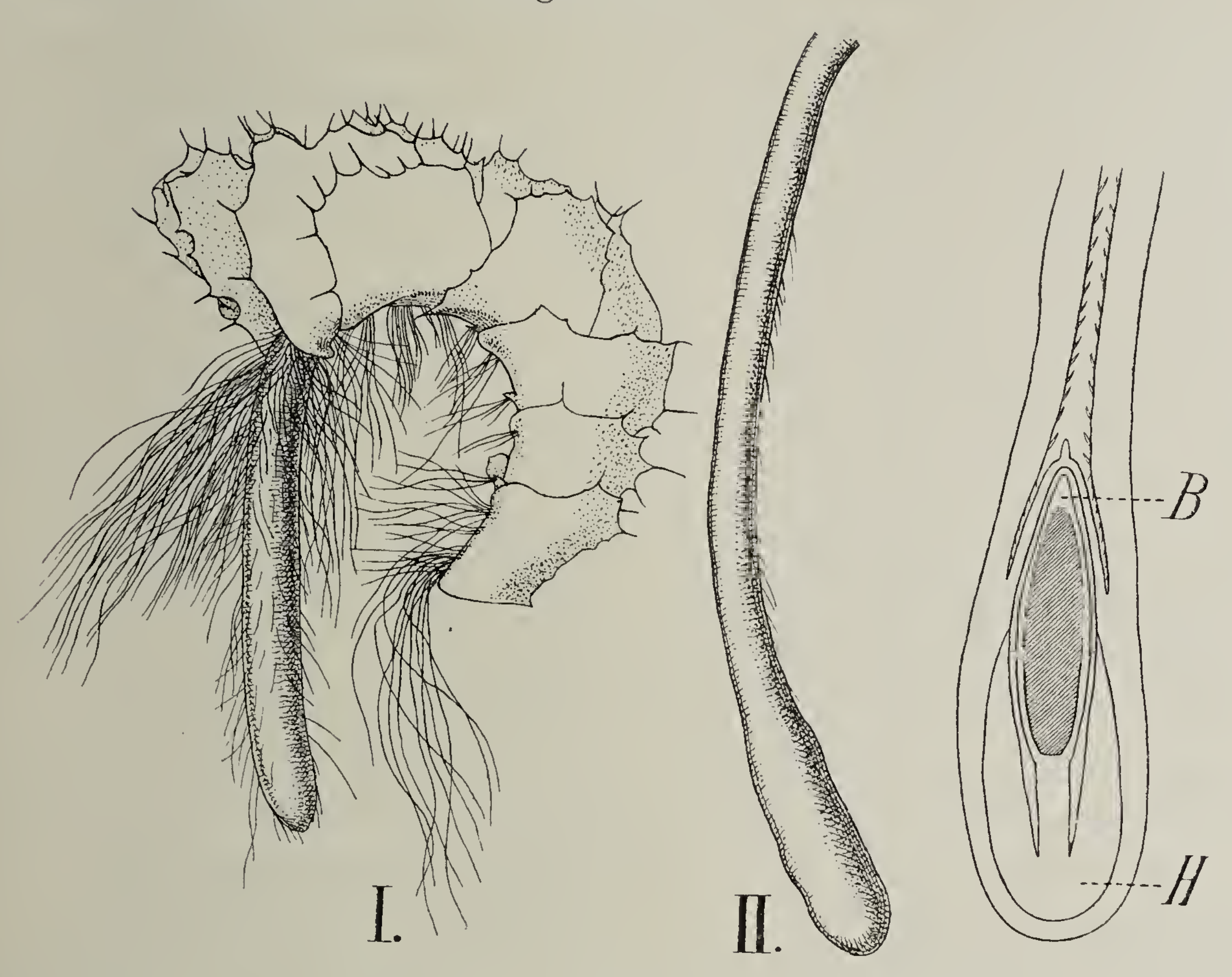


Fig. 115. Acrobolbus unguiculatus. Habitusbild einer Pflanze mit jungem noch nicht ausgewachsenem Marsupium, 4 fach vergr. II. Ausgewachsener Beutel einer anderen Pflanze in derselben Vergrößerung. III. Längsschnitt durch den angeschwollenen Teil eines derartigen Beutels. Kapselraum des Embryos schraffiert, *B* Bohrspitze, *H* Haustorium, dessen Kragen bis zur Hälfte der Kapsel hinaufreicht.

Sie setzen so dem Vordringen des Sporogons durch den ziemlich engen Kanal der Säcke am wenigsten Widerstand entgegen und der abgesonderte Schleim wird einmal das Aufwärtswachsen des Sporogons in der engen Röhre erleichtern, andererseits das Eindringen von Wasser von außen verhindern und eine gewisse Wassermenge im Beutel festhalten. Das Sporogon hat an seinem oberen Ende eine besondere Bohrspitze (115, III B). Während die Wand anderer Lebermoossporogonien oben flachgewölbt ist, läuft die der Acrobolbus-Sporogonien in eine, aus mehreren Zellschichten gebildete kegelförmige Spitze aus; ob die Zellwände hier etwa besonders verdickt sind, konnte ich, da mir keine reifen Sporogonien vorlagen, nicht entscheiden, aber daß die schlanke

Gestalt und die Bohrspitze der Kapseln mit dem engen Kanal in Beziehung steht, durch den sie (durch Streckung des Sporogonstiels) nach oben geschoben werden, erscheint mir zweifellos (vgl. Fig. 115, III). Übrigens finden sich schleimabsondernde Papillen auch an der Basis der Archegoniengruppe. Der Haustorialkragen des Embryos ist hier ungemein stark entwickelt [1]), er reicht bei Sporogonien von dem in Fig. 115, III abgebildeten Entwicklungszustand fast bis zur Hälfte der Kapsel hinauf und die Bezeichnung „Involucellum" wird hier begreiflich. Es ist ein unten mehrschichtiger, oben zweischichtiger Zellkörper, welcher im Gegensatz zu den jetzt offenbar größtenteils entleerten Zellen des Beutels reich ist an Baustoffen, freilich nicht so reich wie die damit vollgepfropften Zellen des Sporogonstieles, durch welche die vom Haustorium aufgenommenen Materialien auch dem Kapselteil zugeführt werden. Die Außenzellen des Haustoriums heben sich gegen die Beutelzellen ungemein scharf ab durch eine scheinbar sehr dicke, gelblich gefärbte Wand. Bei genauerer Betrachtung stellt sich diese aber heraus als der Hauptsache nach gebildet aus den Membranen ausgesogener und zusammengedrückter Beutelzellen, deren Höhlungen man gelegentlich als schmale Spalten noch wahrnimmt. Das Anschwellen des Haustoriums bedingt namentlich die keulenförmige Erweiterung der Beutelbasis. Daß ein mit einem so umfangreichen, bis zur Reife erhalten bleibenden Basalstück versehenes Sporogonium damit auch eine festere Verankerung im Boden hat, ist selbstverständlich, aber der Hauptsache nach ist das „Involucellum" doch, wie oben hervorgehoben, ein Haustorium. Der Verlauf der Entwicklung ist offenbar der, daß nach der Befruchtung zunächst der Archegonienstiel zu einem weiteren Wachstum angeregt wird, und ebenso das Beutelgewebe unterhalb desselben. In dieses Nährgewebe wächst der Embryo hinein und verzehrt es zum großen Teil mittelst des Haustoriums. Daß die Entwicklung des Beutels auch hier von der Befruchtung abhängig ist, ergibt sich daraus, daß Beutel mit unbefruchteten Archegonien überhaupt nicht angetroffen wurden. Von Interesse sind namentlich die Einrichtungen, welche einen Schutz des Beutels bei seinem Vordringen im Boden bedingen. Die Beutel besitzen nämlich ursprünglich an ihrer Spitze ein besonderes Bohrorgan, das eine überraschende Ähnlichkeit mit einer Wurzelhaube aufweist. Wir sehen an der Spitze des Beutels die meristematische Region überlagert von einer Kappe von Zellen, die sich nicht mehr teilen (vgl. die schematische Figur 116).

1) Merkwürdigerweise ist er in der Abbildung Berggrens Fig. 20 *L* ganz übersehen.

Diese Kappe, deren Ähnlichkeit mit einer Wurzelhaube noch dadurch gesteigert wird, daß einzelne Zellen der äußersten Schicht sich ablösen, überdeckt das Teilungsgewebe, welches neues Zellmaterial für das Wachstum des Marsupiums liefert. Die Ähnlichkeit mit einer Wurzelhaube ist oft noch viel größer als in der schematisierten Abbildung (Fig. 116). Der Fall ist von Interesse, weil er — etwa von den Embryonen von Cephalotaxus und Araucaria abgesehen — bis jetzt das einzige Analogon zur Wurzelhaubenbildung darstellt, und die Marsupien ja auch in ihren Lebensverhältnissen und ihrer Gestalt sehr Wurzeln gleichen. Es liegt nahe, bei beiden Organen das Auftreten einer Wurzelhaube damit in Verbindung zu setzen, daß beim Vordringen in den

Fig. 116

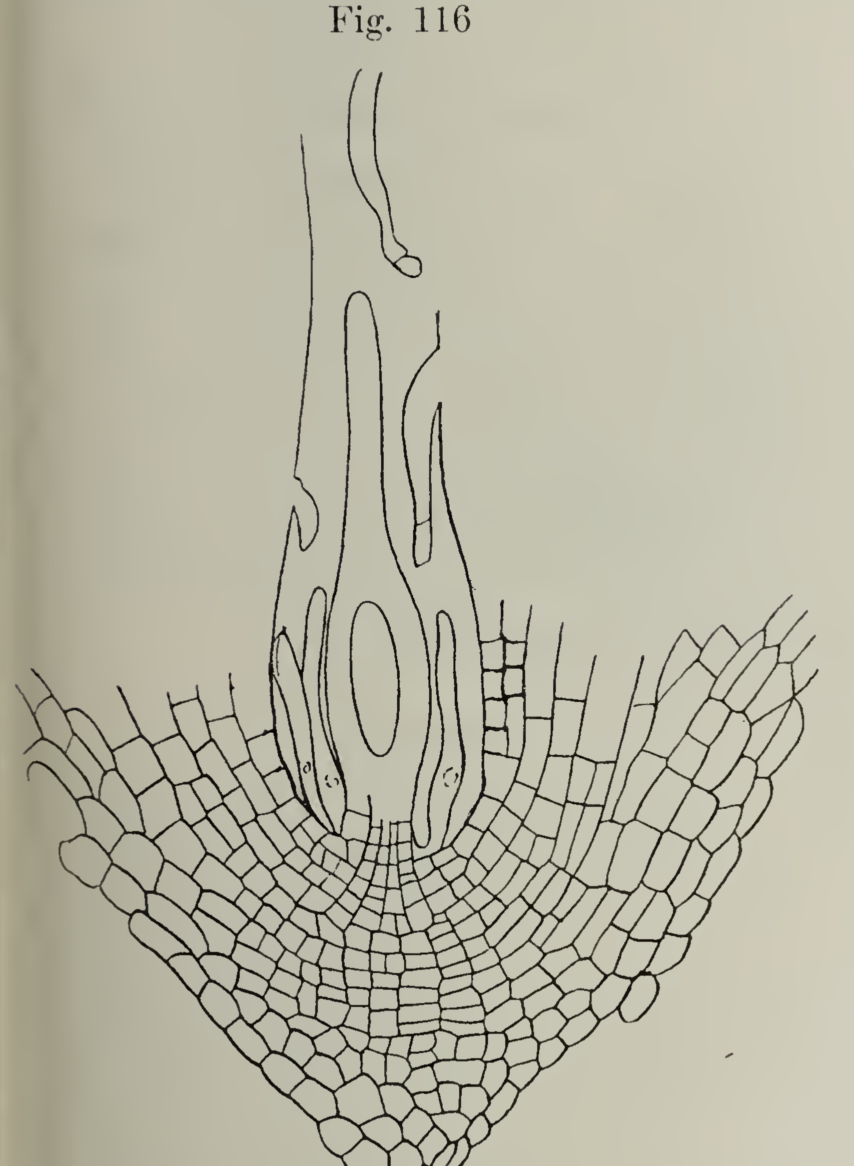


Fig. 117.

Fig. 116. Längsschnitt durch die Spitze eines ausgewachsenen Marsupiums von Acrobolbus unguiculatus. Auf dem Grunde der Beutelhöhle ein befruchtetes und mehrere unbefruchtete Archegonien. Das Zellnetz ist nur schematisch eingezeichnet.

Fig. 117. Schnitt durch einen Teil der Wand eines älteren Acrobolbus-Beutels stark vergr.

Boden die an der Spitze befindlichen Zellen ihren embryonalen Charakter durch die Verhältnisse, denen sie ausgesetzt waren, verloren und so die Region des embryonalen Wachstums in das Innere der Spitze verlegt wurde.

Ältere Marsupien zeigen die „Haube" nicht mehr. In ihnen tritt eine Differenzierung des Beutelgewebes auf in einem äußeren Teil, dessen Zellwände sich verdicken und bräunlich gefärbt sind, und einem innern, bei dessen Zellen die Wandverdickung unterbleibt. Im äußeren Teil

sind die Wände namentlich nach innen hin stärker ausgebildet (Fig. 117) und zuweilen mit eigentümlichen zapfenförmigen Vorsprüngen versehen. Es ist klar, daß durch diese Wandverdickung (welche in noch viel auffallenderer Weise bei Lethocolea auftritt) der äußere Teil des Beutels zu einer festen Scheide wird, welche nicht nur den im unteren Beutelteil geborgenen Embryo schützt, sondern auch das spätere Emporsteigen der Kapsel innerhalb des Marsupiums sichert.

In Fig. 118 ist ein Beutel abgebildet, an dem zwei beblätterte Adventivsprosse entspringen. Man könnte annehmen, dies werde vielleicht durch eine Verkümmerung des Sporogons veranlaßt, da dadurch Nahrungsmaterialien frei würden. Aber es befand sich innerhalb des Beutels ein anscheinend vollständig normales Sporogon mit zahlreichen in Tetradenteilung begriffenen Sporenmutterzellen. Trotzdem ist es möglich und wahrscheinlich, daß ein Überschuß an Baustoffen das Auftreten der Sprosse bedingt, von denen ich, obwohl ich keine jungen Stadien fand, annehmen möchte, daß sie endogen entstandene Adventivsprosse darstellen.



Fig. 118. Acrobolbus unguiculatus. Beutel mit zwei Adventivsprossen. 5fach vergr.

Lethocolea.

Taylor beschrieb 1846[1]) ein am Swan River gesammeltes, sonderbares Lebermoos Podanthe squamata, das er ursprünglich für eine Riccia gehalten hatte; offenbar lag eine künstliche Kombination eines thallosen mit einem foliosen Lebermoos vor. In der Synopsis hepaticarum[2]) wird aufmerksam gemacht auf die Übereinstimmung mit Gymnanthe („e parte squamulosa extrema oritur prolongatio e costa media, radicans, structura et positione analoga receptaculo descendenti in genere Gymnanthe"). Mit Gymnanthe hat Mitten die Pflanze unter dem Namen Gymnanthe Drummondii vereinigt[3]), sie aber später als Lethocolea wieder abgetrennt. Die Arten dieser Gattung werden von

1) Journal of botany, London 1846.
2) pag. 789.
3) Flora of New Zealand, Bd. II, pag. 144.

Schiffner teils zu Calypogeia gestellt (so die vorliegende), teils zu Symphyomitra. Indes liegen, wie unten zu zeigen sein wird, hinreichend Gründe für die Selbständigkeit der Gattung Lethocolea (was die australischen Arten anbelangt) vor; in der Struktur des Marsupiums und der Gestaltung des Embryos schließen sie sich nahe an Acrobolbus an. Lethocolea Drummondii müßte eigentlich wohl L. squamata heißen, indes mögen das die Systematiker ausmachen, die an Umtaufungen Gefallen finden. Die Pflanze fand ich am Swan River in der Umgebung von Perth recht häufig. Zunächst sei ihr vegetatives Verhalten kurz geschildert. Die Stämmchen kriechen meist in ziemlich

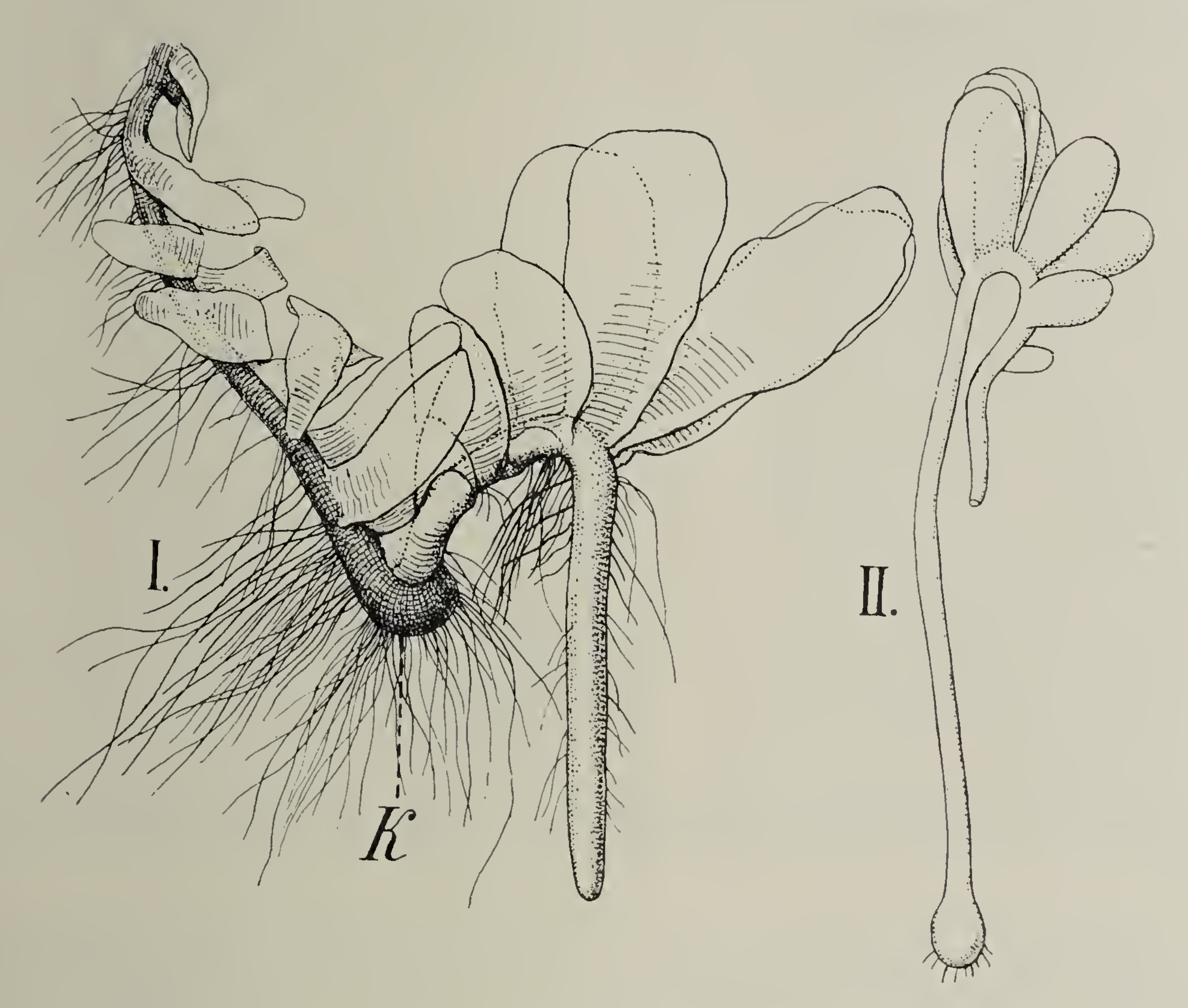


Fig. 119. Lethocolea Drummondi. I. Habitusbild eines Pflänzchens, 11 fach vergr. Links alter, rechts neuer Jahrestrieb, welcher in ein Marsupium endigt. *K* Knollenförmig verdicktes (früheres) Ende des ersten Jahrestriebs. II. Pflanze mit älterem Marsupium, schwächer vergr.

dichtem Rasen auf humos-mooriger Erde, in der sie durch zahlreiche lange Rhizoiden befestigt sind. Die Stämmchen zeigen (Fig. 119) meist nicht einen geraden, sondern einen bogigen Verlauf, d. h. erheben sich aus dem Boden, um dann an der Oberfläche weiter zu kriechen und an der Spitze ein wieder in den Boden eindringendes langes, dünnes Marsupium zu bilden, falls sie es zur Bildung von Archegonien gebracht haben und eines von diesen befruchtet worden ist. Ist das Stämmchen steril geblieben, so zeigt sein nächster Trieb eine aufsteigende Richtung.

Dies hängt damit zusammen, daß sich die Stämmchen zeitweise — offenbar in der trockenen Jahreszeit — sozusagen in den Boden verkriechen. Man sieht unterhalb der Endknospe eine Ablagerung von Reservestoffen eintreten, womit das vegetative Wachstum still steht. Zugleich tritt hier auch eine reichliche Rhizoidbildung ein. Dieser für eine Ruheperiode eingerichtete Endteil des Sprosses hebt sich bald mehr, bald minder deutlich von den übrigen ab (*K* Fig. 119). Die hinteren Teile des Sprosses verwittern später und gehen zugrunde. (In Fig. 119, I ist dieser Teil noch erhalten.) Die Endknospe aber, die unterdessen (sei es durch Überwachsenwerden von seiten anderer Pflanzen, sei es durch andere Vorgänge — vielleicht durch eine Verkürzung der Rhizoiden —) tiefer in den Boden gelangt ist, treibt einen neuen, aufsteigenden Sproß, dessen Achse zuweilen in ihrem unteren Teile stark gestreckt ist. Sie beginnt zunächst mit Blättern, welche kleiner sind als die, welche an der früheren Endknospe standen; allmählich tritt dann wieder eine Steigerung der Blattgröße ein. An ihrer Basis läßt sich der alte Sproß, speziell sein zuweilen knollig verdickter Endteil noch eine Zeitlang nachweisen (Fig. 119, *k*). So hat also die Pflanze eine periodische Entwicklung, ihr Verhalten stimmt überein mit der Knöllchenbildung, welche bei einer Anzahl anakrogyner Lebermoose nachgewiesen ist; damit stimmt auch das unten zu besprechende Verhalten bei der Keimung sowie die merkwürdige Knollenbildung, die zuweilen an den Marsupien eintritt, überein; alles Einrichtungen, welche dem zartgebauten Pflänzchen die Überstehung von Trockenzeiten ermöglichen; es ist charakteristisch, daß ganz Ähnliches bei andern an denselben Standorten wachsenden Lebermoosen (Anthoceros, Fossombronia-Arten [1]) wiederkehrt.

Meist sind die Lethocoleapflanzen unverzweigt, doch fand ich gelegentlich Exemplare, die unten auf der Flanke Seitensprosse trugen. So eine Pflanze mit kleinem, offenbar verkümmerndem Marsupium, diese hatte kurz hinter der Spitze zwei Seitensprosse.

Die Stämmchen zeigen einen ausgeprägt dorsiventralen Bau dadurch, daß sie stark abgeflacht sind (Fig. 120) und die an der Oberseite gelegenen Zellen bedeutend größer sind als die anderen; vielleicht dienen sie der Wasserspeicherung.

Die Blätter variieren in ihrer Ausbildung, meist aber sind sie zungenförmig (Fig. 119), gelegentlich oben ausgerandet, sie sind schief

---

1) Von diesen sammelte ich bei Perth mehrere knöllchenbildende Arten. Da sie aber steril waren und nichts besonders Neues in ihrer Organbildung zeigen, mögen sie unbesprochen bleiben.

inseriert und aufgerichtet, sie schließen in der Endknospe muschelschalenförmig zusammen. Ihr Zellnetz zeichnet sich durch den Mangel an Wandverdickung und die meist rechteckigen Randzellen aus (Fig. 120). Nach Berggren sollen sich an der Mündung des Marsupiums Involucralblätter finden („Mouth of marsupium surrounded with involucral leaves“, p. 25 a. a. O.). Indes fand sich höchstens ein kleines, eine Hemmungsbildung darstellendes Blättchen innerhalb der großen Blätter am Ende des Stämmchens. Von Involucralblättern kann man hier meiner Ansicht nach nicht sprechen. Die Marsupien erreichen eine Länge von etwa 1 cm, bei einer Dicke von etwa 0,3—0,5 mm. Sie sind mit zahlreichen Rhizoiden besetzt und am Ende, wenn sie einen älteren Embryo ein-

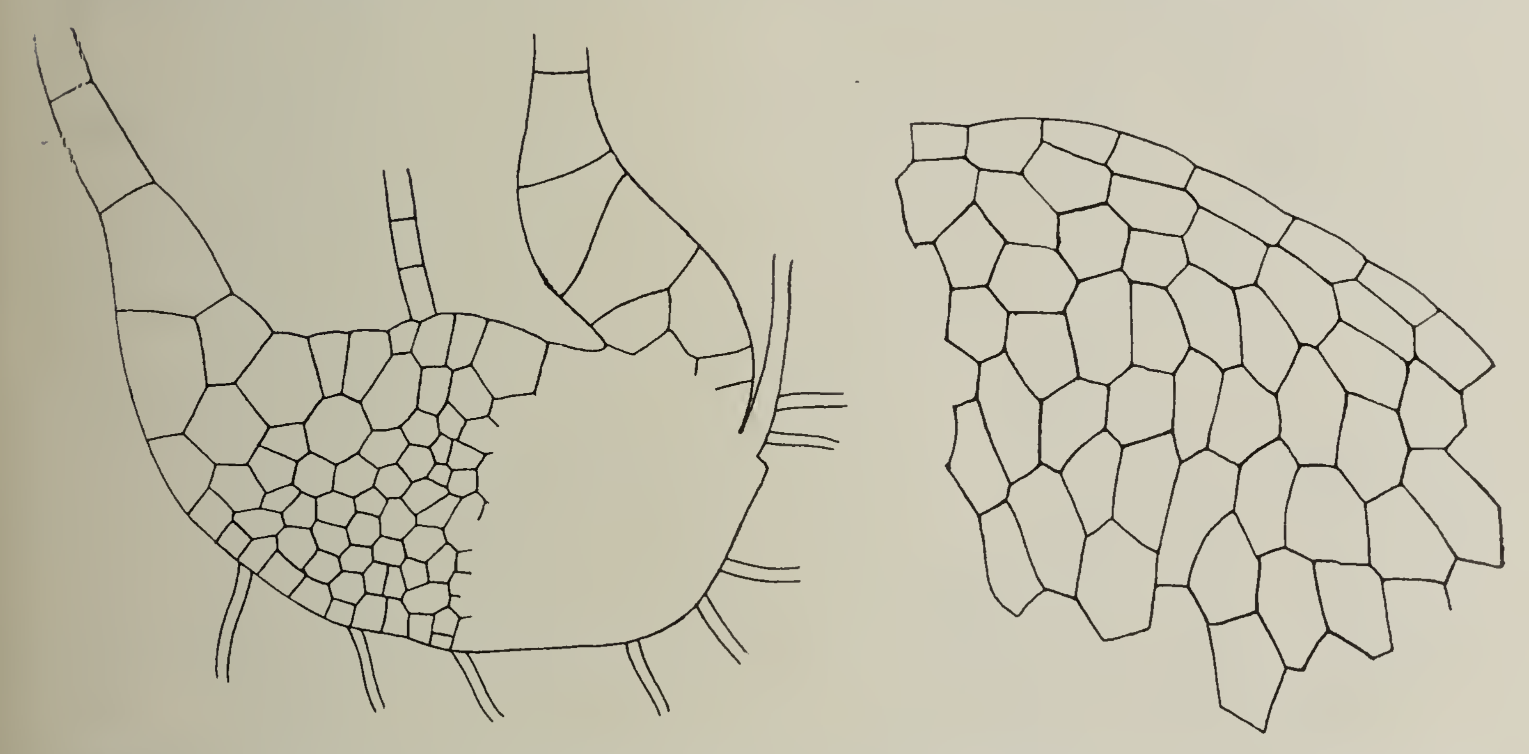


Fig. 120. Lethocolea Drummondii. Links Stammquerschnitt, rechts Zellnetz des Blattendes, stark vergr.

schließen, etwas keulenförmig angeschwollen, wie bei Acrobolbus. Jüngere Stadien zeigen ein ähnliches Verhalten, wie ich es für Calypogeia ericetorum früher beschrieben habe[1]), d. h. es liegt unterhalb der Archegoniengruppe im Beutel ein kleinzelliges, plasmareiches Meristem, welches den Zellzuwachs besorgt (Fig. 121). Auch hier aber ist das eigentliche Teilungsgewebe von Dauerzellen überlagert, so daß, wenngleich nicht so ausgeprägt, wie bei Acrobolbus, auch hier ein wurzelspitzenähnlicher Bau vorliegt. Die Streckungszone ist offenbar eine sehr kurze. Die Archegonstiele waren in den beobachteten Fällen weniger entwickelt, als bei Calypogeia, der Kanal in jugendlichen Stadien fast verschlossen durch die papillenförmig auswachsenden Innenzellen, welche teilweise Schleimpapillen tragen. Besonders eigentümlich ist hier die

1) Organographie, pag. 315.

Ausbildung der Wand in späteren Stadien. Sie besteht ursprünglich aus etwa 8 Zellschichten[1]). Die älteren Marsupien fallen auf durch ihre dunkle Färbung. Diese beruht darauf, daß in bestimmten Zellschichten sehr starke Wandverdickungen auftreten, welche braun gefärbt sind. Die Zellschicht, welche diese Wandverdickungen zeigt, ist meist die zweite oder dritte von außen (Fig. 122, I). Verdickt werden die Seitenwände (also die Zellwände mit Ausnahme der Tangentialwände). Diese bilden in Oberflächenansicht betrachtet (Fig. 122, II) ein zierliches, aber sehr festes braunes Gitterwerk, dessen Bildung im obern Teil des Beutels beginnt, während der untere noch im Wachstum begriffen ist. Es handelt sich hier um eine merkwürdige Anpassung. Klar ist, daß durch das Gitterwerk eine feste Hohlröhre gebildet wird. Ein Schutz beim Vordringen im Boden, wie wir ihn bei Acrobolbus kennen gelernt haben, wird dadurch nicht erreicht, da ja die Bildung der festen Röhre erst später erfolgt. Vielmehr handelt es sich offenbar darum, eine Aussteifung der zarten, dünnen Röhre zu bilden, durch welche das Sporogonium später ungehindert nach oben dringen kann, während die zartwandigen Zellen der Beutelwand, namentlich die äußeren, später zusammenfallen. Solch sklerotische Wandverdickungen sind mir von keinem anderen foliosen Lebermoose bekannt, und diese charakteristische Beutelstruktur (von der Berggren nichts erwähnt) ist auch bei Calypogeia nicht vorhanden. Diese Eigentümlichkeit spricht

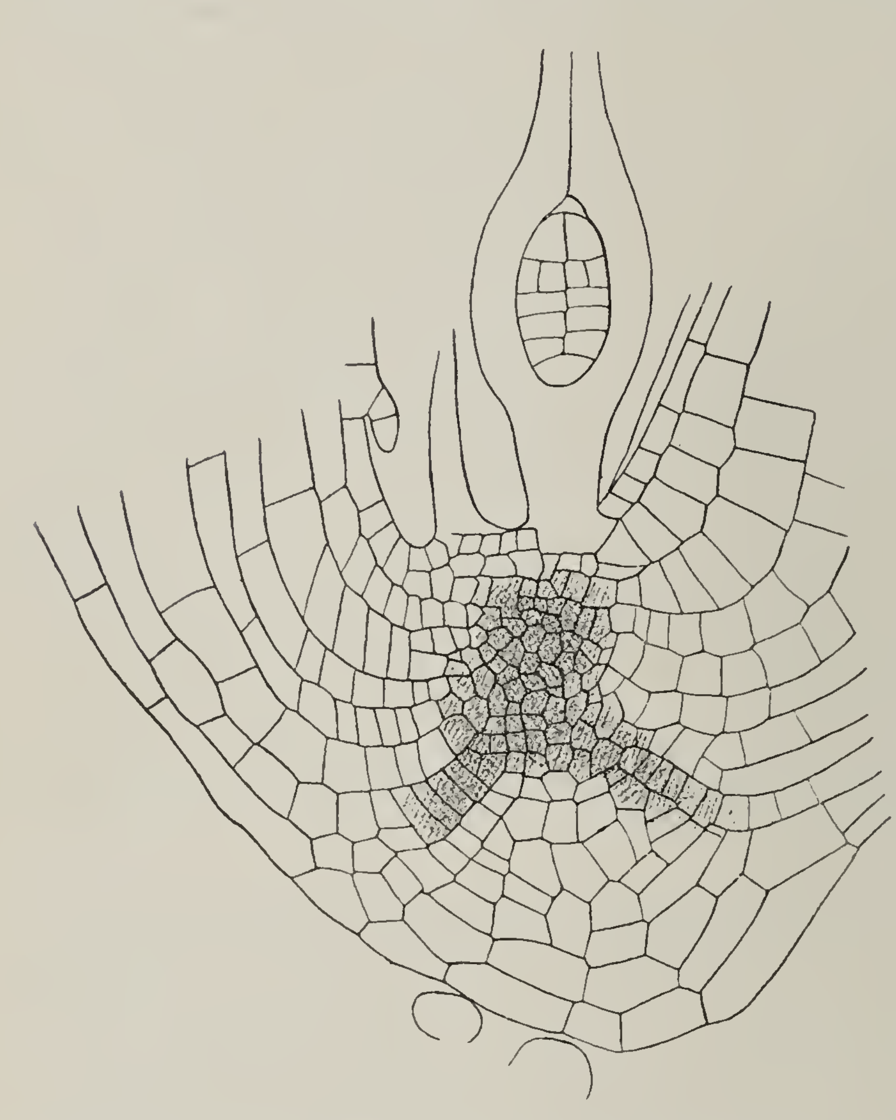


Fig. 121. Lethocolea Drummondi. Längsschnitt durch die Spitze eines noch im Wachstum begriffenen Beutels.

---

1) Berggren gibt nur 4 an (a. a. O., pag. 25), in Fig. 122, I sind 5 Zellschichten vorhanden. Es bleibe dahingestellt, ob die Zahl der Zellen bei einer und derselben Art wechselt oder bei verschiedenen, einander nahestehenden Arten verschieden ist.

ebenso wie die Gestaltung des Embryo und die unten zu erwähnende Keimung für die Abtrennung von Calypogeia. Es wird durch die anatomische Beschaffenheit des Marsupiums, wenn der Boden eintrocknet, der in der Röhre eingeschlossene Embryo, welcher offenbar auch ein Ruhestadium durchmacht, vor dem Drucke des Bodens geschützt, auch tierische Feinde werden wohl durch die harte, feste Röhre, welche den Embryo umgibt, abgehalten.

Der Embryo zeichnet sich ganz ähnlich wie der von Acrobolbus durch einen sehr stark entwickelten Haustorialkragen aus (Fig. 123), auch er hat eine ganz ähnliche Bohrspitze wie der von Acrobolbus. Daß das „Involucellum“ auch hier nichts anderes ist, als der stark entwickelte Fuß des Embryos braucht wohl kaum hervorgehoben zu werden, es ist ferner klar, daß seine mächtige Entwicklung nicht nur eine gute Ausnützung der durch den Beutel zugeführten Baustoffe, sondern auch eine vorübergehende Aufspeicherung der letzteren ermöglicht.

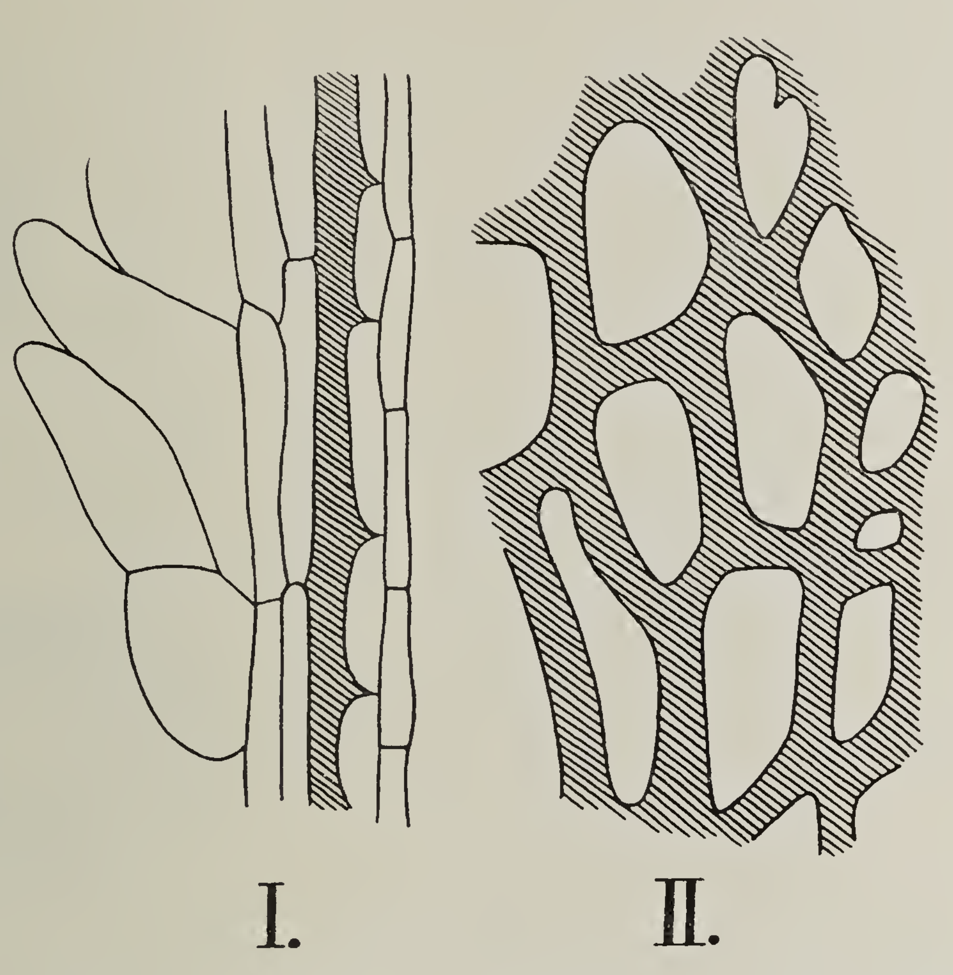


Fig. 122. Lethocolea Drummondi. I. Stück eines fertigen Beutel im Längsschnitte, stark vergr. Die stark verdickten, dunkel gefärbten Teile der Zellmembranen schraffiert. II. Stück der Oberflächenansicht eines Beutels, welche zeigt, daß die verdickten Wandstellen Maschen bilden, zwischen welchen die (hier nicht gezeichneten) Zellen mit unverdickten Wänden sich befinden.

Keimpflanzen fanden sich in großer Menge. Wenigstens muß ich für Keimpflanzen halten die Pflänzchen, welche linsenförmigen Zellkörpern aufsitzend sich vielfach vorfanden (Fig. 124). Man könnte geneigt sein, diese linsenförmigen Zellkörper für Brutknospen zu halten, zumal Reste eines Exospors nicht nachweisbar waren. Allein ich konnte Brutknospen nirgends der Pflanze ansitzen sehen, und muß deshalb annehmen, daß die linsenförmigen Zellkörper der Sporenkeimung entstammen, obwohl ich jüngere Stadien der Keimung nicht fand. Die Keimpflanzen entspringen meist in Einzahl dem Zellkörper, dem Rande desselben etwas genähert,

nur selten sah ich ein zweites Pflänzchen der mittleren Erhebung entspringen. Die Zellkörper bringen auch Rhizoiden hervor; die beblätterten Pflanzen scheinen endogen an ihnen zu entstehen, wenigstens findet man an der Basis der Stämmchen Zellen, welche darauf hindeuten, daß eine Durchbrechung der äußersten Zellschicht stattgefunden hat. Die linsenförmigen Keimkörper werden offenbar leicht nach unten geschwemmt, so daß die Keimpflanzen nach oben wachsen müssen, was zusammen mit dem oben erwähnten Verhalten den bogigen Verlauf der Sproßachse

Fig. 123. Fig. 124.

Fig. 123. Lethocolea Drummondi. Längsschnitt eines Beutelendes mit eingeschlossenem Embryo. *B* Bohrspitze. *St* Stiel des Embryos, der sich später stark streckt.

Fig. 124. I. Keimpflanze von Lethocolea Drummondi. *A* rudimentäre Amphigastrien. II. *P* Zellkörper, an welchem die Keimpflanze entsteht. III. Längsschnitt durch die Basis einer Keimpflanze, *P* Sproßachse.

verständlich erscheinen läßt. An den Keimpflanzen sind auch Andeutungen der Amphigastrien wahrnehmbar: Schleimpapillen, die auf einer Trägerzelle stehen (selten ist statt dieser eine kleine Zellfläche entwickelt). Wenn, wie kaum zu bezweifeln ist, die linsenförmigen Zellkörper aus der Sporenkeimung hervorgehen, so liegt ein neuer Typus derselben vor. Denn bei den foliosen Lebermoosen, bei denen aus der keimenden Spore ein Zellkörper hervorgeht (z. B. Madotheca, Frullania [1]), Radula). ist er wesentlich anders gestaltet. Es liegt nahe anzunehmen, daß die Keimung in Gestalt eines Zellkörpers der Keimling besser gegen zeit-

1) Vgl. Goebel, Über die Jugendzustände der Pflanzen. Flora 1889, pag. 16ff.

weilige Austrocknung schützt, als dies bei einem protonemaartigen Gebilde der Fall war.

Nicht alle Beutel bringen es zur Bildung von Embryonen. Manche fallen dadurch auf, daß ihr Ende mehr kugelig gestaltet ist und bei genauerer Betrachtung keinen Embryo erkennen läßt. Diese Beutel haben ihr Ende zu einem Knöllchen umgestaltet (Fig. 125), von dem anzunehmen ist, daß es einer oder mehreren neuen Pflanzen den Ursprung gibt [1]). Dieses Knöllchen ist mit Reservestoffen, namentlich Fett angefüllt, ähnlich wie der Fuß des Embryos. Ich vermutete auch eine Zeitlang, die Knöllchen gingen aus dem angeschwollenen Fuße eines Embryos hervor, dessen oberer Teil verkümmert sei. Derartiges ist tatsächlich bei Far-

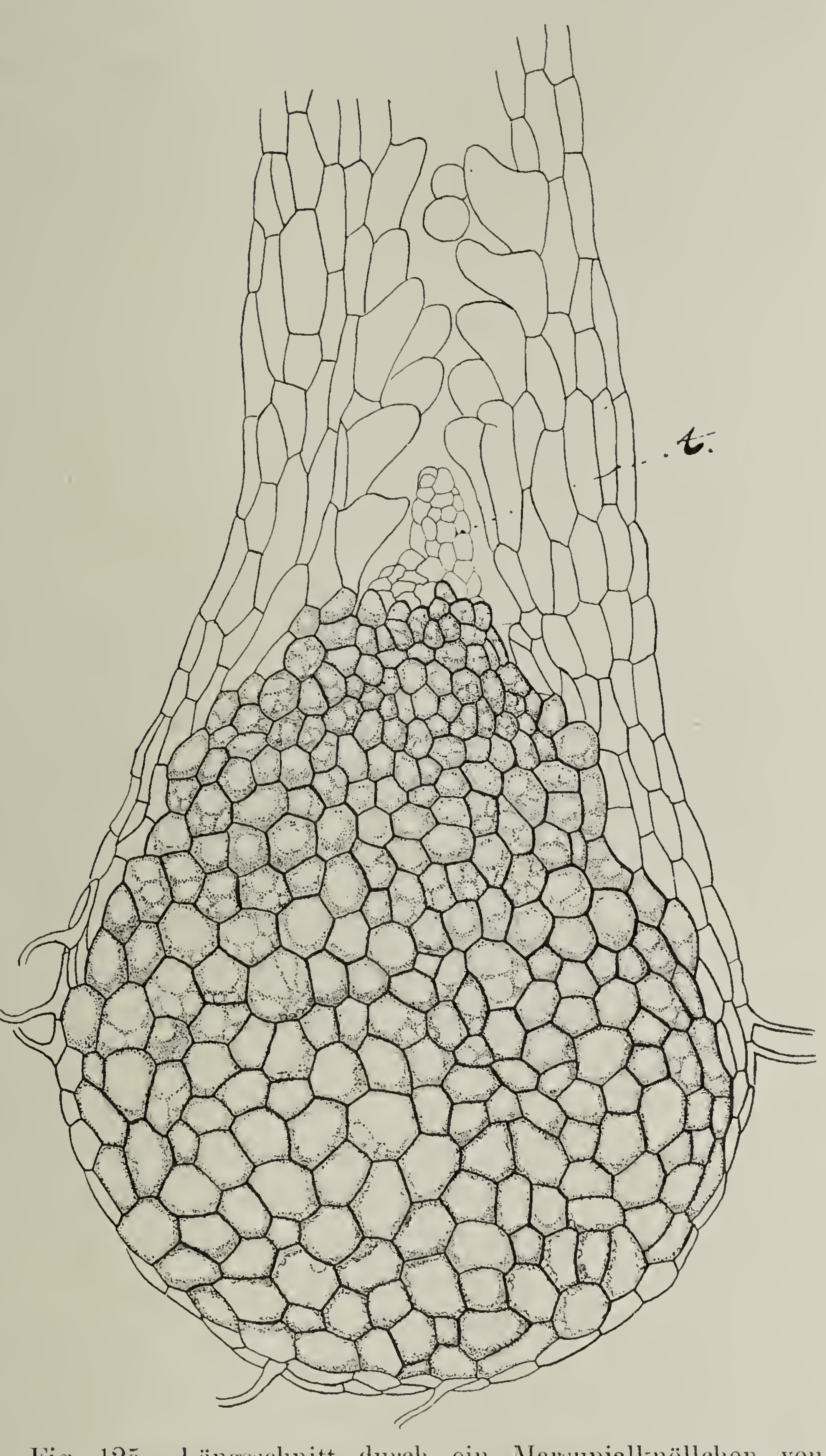


Fig. 125. Längsschnitt durch ein Marsupialknöllchen von Lethocolea. *A* Archegonium. 120fach vergr.

1) Dies ist um so wahrscheinlicher, als sowohl bei Acrobolbus als bei Balantiopsis selbst aus gewöhnlichen „Beuteln" Adventivsprosse entstehen können.

nen beobachtet worden[1]). Allein bei Lethocolea liegt die Sache doch anders. Man findet im Grund des Beutels, dessen Spitze sich zum Knöllchen gestaltet, noch Archegonienreste (Fig. 125), aber die Knöllchenzellen sind vom Beutelgewebe nicht getrennt, wie dies der Fall sein müßte, wenn dies Knöllchen aus einem Sporogonfuß hervorginge, sondern gehen in diese über. Die Sache liegt offenbar also so, daß dann, wenn die Embryonen fehlschlagen, aus dem Gewebe unterhalb der Archegonien das Knöllchen hervorgeht, das nun ähnlich wie die Knöllchen anderer Lebermoose einen Ruhezustand durchmacht. Leider habe ich keimende Knöllchen nicht beobachten können, es ist aber klar, daß, wenn an ihnen eine oder mehrere Pflänzchen entstehen, diese auch zunächst nach oben wachsen werden, und so gleichfalls den „bogigen" Verlauf der Stämmchen verständlich erscheinen lassen. Die äußeren Zelllagen der Knöllchen sind offenbar als Schutzschichten ausgebildet, sie sind scheinbar fast leer. Inulin-Sphärite wurden in jungen Beuteln auch bei dieser Art in reichlicher Menge beobachtet.

Von Neuseeland führt Berggren außer L. Drummondii noch L. concinna und L. grandifolia auf. Auf die Frage der Artabgrenzung möchte ich nicht eingehen, namentlich auch nicht darauf, ob in Westaustralien eine in Blattform, Blattgröße und Marsupiengestaltung variable Art oder (was das wahrscheinlichere ist) mehrere Arten vorkommen. Die obigen Angaben und die Abbildungen dürften genügen, um die Formen, um welche es sich handelt, kenntlich zu machen.

4. **Radula uvifera** (Fig. 126 und 127).

In der „Flora of New-Zealand" ist von verschiedenen Standorten eine Radula uvifera Hook. et Taylor angeführt und von ihr angegeben, „it is a remarkably neat plant, and it agrees in its numerous male spikes with R. formosa, Nees." — Ich fand auf der Südinsel zwischen den Rasen von Dicnemon semicryptum zusammen mit Metzgeria saccata, Frullaniaarten und anderen Lebermoosen eine schöne Radula, die wohl zu R. uvifera gehört, leider war sie steril. Aber sie zeigte die angeblichen „slender male spikes".

Ich habe nun schon früher gezeigt[2]), daß die von einem neueren Hepatikologen für R. pycnolejeunioïdes (einer auf Ambon von Prof. Karsten gesammelten Art) beschriebenen „amenta mascula" nicht Antheridien einschließen, sondern tierische Inquilinen, und daß hier ein sehr

1) Goebel, Entwicklungsgeschichte des Prothalliums von Gymnogramme leptophylla. Bot. Ztg. 1877, pag. 697.

2) Goebel, Die Blattbildung bei den Lebermoosen. Flora 1893, Bd. LXXII, pag. 432 ff.

merkwürdiger Fall von Heterophyllie vorliegt. Es ist vielleicht nicht überflüssig darauf hinzuweisen, daß dies auch bei der neuseeländischen Radula der Fall ist. Diese ist mit R. pycnolejeunioïdes sicher nahe verwandt, aber auf den ersten Blick auch als von ihr verschieden erkennbar, sowohl die Blattform als auch das Zellnetz sind anders. Namentlich hat die auf Ambon von Karsten entdeckte Art viel stärker verdickte Zellwände in ihren Blättern, namentlich gegen den Blattrand hin, während bei R. uvifera die Zellen gegen den Rand hin dünnwandiger sind als weiter rückwärts im gewölbten Teil des Blattes, wo collenchymähnliche Verdickungen hervortreten, aber auch nicht so stark, wie bei R. pycno-

Fig. 126. Fig. 127.

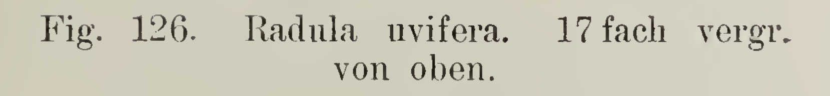


Fig. 126. Radula uvifera. 17 fach vergr. von oben.

Fig. 127. Radula uvifera. Sproßstück stärker vergr. von unten.

lejeunioïdes. Freilich ist die Zellwandverdickung keine ganz konstante, aber immerhin tritt der Unterschied doch deutlich hervor, auch sind die Zellen des Blattes, namentlich der mikrophyllen Seitensprosse, hier nie papillös über die Außenfläche hervorgewölbt.

Die Blattform ist aus der Zeichnung (Fig. 126) ersichtlich. Der Wassersack ist ungemein groß, sein freier Rand ist nach unten zurück-

gebogen. Rhizoiden traf ich auf dem Wassersack (auf dem sie sonst bei andern Radula-Arten zu entspringen pflegen) nur ausnahmsweise an, vielleicht ist dies durch das Wachstum in dem Laubmoosrasen bedingt.

Bei der Ambonart traf ich in den Wassersäcken der großen Blätter keine tierischen Inquilinen an. Bei R. uvifera sind sie nicht selten vorhanden, und von beträchtlicher Größe. In verschiedenen Fällen hatten sie Löcher in die Wand des Wassersackes gebissen — offenbar war ihnen die Benutzung des engen vorhandenen Eingangs zu unbequem.

Die „slender male spikes“ mit ihren kleinen Blättern erreichten bei R. uvifera nicht die Länge wie die mikrophyllen Sprosse bei R. pycnolejeunioïdes, bei welcher ich gelegentlich an diesen Zweigen über 40 Blätter zählte. Sie sind auch in geringerer Anzahl als dort vorhanden, stimmen aber sonst der Hauptsache nach mit ihnen überein, namentlich auch in ihrer Leistung, denn Wasser wird sich in den engen Wassersäcken der mikrophyllen Seitensprosse leicht halten. Tierische Inquilinen, welche Mitten Antheridien vorgetäuscht haben, sind übrigens nicht in allen Blättern der mikrophyllen Triebe vorhanden. Diese können an der Spitze in makrophylle ausnahmsweise übergehen, ebenso Seitensprosse, welche makrophyll begannen (die ersten Blätter sind bei ihnen zunächst übrigens klein und gleichen denen der mikrophyllen Triebe) in mikrophylle. Die wirklich Antheridien einschließenden Blätter sind anders geformt, sie gleichen den früher für R. pycnolejeunioïdes beschriebenen.

Thallose Lebermoose.

Hymenophytum.

Die Gattung Hymenophytum gehört zu den thallosen Lebermoosen, bei denen sich am Thallus eine Arbeitsteilung vollzieht in einen in dem Substrat nicht festgewurzelten, assimilierenden Teil, und einen im Substrat durch Rhizoiden befestigten. Beide sind ihrer verschiedenen Funktion entsprechend verschieden gestaltet, der assimilierende Teil breit geflügelt, der wurzelähnliche fast der Zylinderform sich nähernd. Bei H. flabellatum (= Umbraculum, Abbildung: Organographie, pag. 251, Fig. 149) wird der wiederholt gabelig geteilte Assimilationsthallus, der einem Farnblatt im kleinen gleicht, noch auf einem Stiel über das Substrat emporgehoben, bei H. Phyllanthus (Abbildung: Organographie, pag. 248, Fig. 143) ist der Assimilationsthallus nur gelegentlich an der Spitze gabelig geteilt, der Stiel sehr kurz. Die Assimilationssprosse

bei H. flabellatum haben keine Rhizoiden, diese finden sich nur an dem annähernd zylindrischen Teil, es ist also eine auffallende Arbeitsteilung eingetreten. Daß die Gliederung betrachtet werden kann als hervorgegangen aus einer solchen, bei welcher am Thallus noch keine Arbeitsteilung vorhanden ist, wurde früher betont[1]). Läßt sich doch bei der Gattung Aneura noch deutlich verfolgen, wie die einen Arten (alle europäischen z. B.) einen Thallus besitzen, dessen sämtliche vegetative Äste assimilieren und mit Rhizoiden am Substrat befestigt sind, während andere Arten bestimmte Thallusäste zu Haftorganen umgebildet haben[2]), und dementsprechend andere Äste nicht mehr mit dem Substrat in Beziehung stehen.

Es schien von Interesse zu ermitteln, wie weit bei einer so hochentwickelten Form wie Hymenophytum flabellatum die Arbeitsteilung zu einer d a u e r n d verschiedenen Ausbildung geführt hat oder nicht.

Es zeigte sich zunächst, daß auch die blattähnlichen Assimilationssprosse Rhizoiden bilden können. Es wurde dies auf zweierlei Weise erzielt. Assimilationssprosse, welche dicht von Sphagnum umgeben wuchsen, bildeten auf ihrer Mittelrippe (auf der Unterseite) Büschel von langen Rhizoiden. Abgeschnittene, auf Torf kultivierte Assimilationssprosse (resp. einzelne Zweige von solchen) bildeten Rhizoiden auch aus den Randzellen und wuchsen an der Spitze aus, vorausgesetzt, daß diese nicht schon in den Dauerzustand übergegangen war. Es ist also die Arbeitsteilung der Sprosse noch keine sehr scharfe, so verschieden sie auch äußerlich aussehen, vielmehr sind auch die Assimilationssprosse imstande, Rhizoiden zu bilden, nur unterbleibt dies für gewöhnlich, weil sie, über das Substrat emporgehoben, nicht den für die Rhizoidenbildung notwendigen äußeren Bedingungen ausgesetzt sind.

Es zeigte sich ferner, daß die Vegetationspunkte des blattähnlichen Teiles des Thallus zu Ausläufern auswachsen können (Fig. 128), wenn sie bei geminderter Beleuchtung und in sehr feuchter Luft kultiviert werden, es geschah dies in meinen Kulturen z. B. an Exemplaren, welche von Laubmoosen stark überwuchert wurden. Geschieht das letztere, ehe der blattartige Teil des Thallus angelegt ist, so bleiben die Sprosse schmal und ausläufer- resp. rhizomartig. Die auffallende Abweichung der Thallusbildung von H. flabellatum gegenüber der anderer Jungermanniaceen legt die Frage nach dem Zustandekommen dieser Abweichung nahe. Ich suchte andere, thallose Lebermoose künstlich zu einer der des H. flabellatum entsprechenden Gestaltung zu ver-

1) Organographie, pag. 250.

2) Vgl. Organographie, pag. 252.

anlassen. Dies gelang auch, z. B. bei Fegatella conica. Läßt man den Thallus im Finstern sich entwickeln, so bildet er sich bekanntlich nicht als dem Boden angeschmiegter, breiter, flacher Körper aus, sondern bleibt schmal und erhebt sich vom Substrat, ähnlich wie der „Stiel“ des Hymenophytum-Thallus. Setzt man nun einen solchen etiolierten Thallus dem Lichte aus, so verbreitert sich der neugebildete Teil und verzweigt sich gabelig, er entspricht dann dem blattähnlichen Teil des Hymenophytum-Thallus. Nun kann es keinem Zweifel unterliegen, daß die Gliederung des letzteren in stiel- und blattspreiteartigen Teil nicht unmittelbar durch äußere Faktoren bedingt wird, obwohl wir sahen, daß



Fig. 128. Hymenophytum flabellatum. Links Umbildung von Assimilationssprossen in „Ausläufer“ (4 fach vergr.). Rechts abgeschnittener Assimilationssproß mit Adventivsprossen (welche auch am Rande entstehen können).

man die blattartigen Teile in stielartige überführen kann. Aber der Stiel erhebt sich ja beträchtlich über das Substrat, behält also seine Gestalt eine Zeitlang bei, obwohl er dem Lichte ausgesetzt ist. Er ist für die Einwirkung des letzteren offenbar eine Zeitlang unempfindlich. Setzen wir also voraus, daß Hymenophytum flabellatum ebenso einen aus ausschließlich flachen Ästen aufgebauten Thallus besaß, wie andere thallose Jungermanniaceen, so können wir daraus die jetzige Gestalt ableiten, wenn wir annehmen, daß die Pflanze periodisch ein „autonomes Etiolement“ zeigt, d. h. ihre Gestaltung der Einwirkung des Lichtes zeitweilig entzieht, so wächst, als ob Licht fehlte, auch wenn es vorhanden ist. Sobald diese Unempfindlichkeit gegen die gestaltbeein-

flussende Lichtwirkung wieder aufgehoben ist, breiten sich die Thallusäste wieder flach aus, erhalten aber, da sie über das Substrat emporgehoben und dem Lichte ausgesetzt sind, ein begrenztes Wachstum und bilden keine Rhizoiden. Wir sahen, daß sie indes nicht dauernd determiniert sind, sondern in „Stiele" übergeführt werden können.

Ähnliches kommt übrigens auch sonst vor. So bei den Marchantiaceen. Der „Stiel" eines Hutes von Marchantia erinnert auffallend an einen etiolierten Trieb [1]) und ist wahrscheinlich durch „autonomes Etiolement" entstanden.

Die Annahme, daß bestimmte Pflanzenteile durch innere Einwirkungen der gestaltbeeinflussenden Einwirkung des Lichtes zeitweilig entzogen werden und sich verhalten, als ob sie im Dunkeln wären, läßt sich auch durch Analogiegründe stützen. Denn wenn die Knospe eines Baumes in den winterlichen Ruhezustand übergeht, so heißt das auch nichts anderes, als daß sie vermöge einer „autonomen" Hemmung unempfindlich wird gegen die sonst das Wachstum befördernden Einflüsse der Außenwelt, namentlich der Wärme. Und die bekannte Tatsache, daß die Sprosse mancher Schlingpflanzen im Dunkeln sich, was das Verhalten der Interondien anbelangt, nicht wesentlich ändern, können wir auch dahin ausdrücken, daß sie sich schon normal im Zustand des „autonomen Etiolements" befinden [2]).

Die äußere Gestaltung des Thallus von H. flabellatum erinnert sehr an die Blätter einiger Hymenophyllaceen. Es liegt die Frage nahe, ob dieser äußeren Ähnlichkeit auch eine solche des anatomischen Baues entspricht. Diese Frage ist zu verneinen, die Gewebegliederung ist keine höhere, als bei Blyttia- und Symphyogyna-Arten mit liegendem Thallus. Bekanntlich besitzen diese in der Mitte einen Strang enger langgestreckter Zellen mit ziemlich dicken verholzten Zellwänden. Leitgeb [3]) hat schon festgestellt, daß die Stränge der ventralen Seitensprosse dieser Pflanzen mit denen der Mutterpflanze nicht in Verbindung stehen. Eine Vermutung Haberlandts [4]), der diesen Strängen sowohl eine mechanische als eine wasserleitende Funktion zuschreibt, ist von Tansley und Chick weiter verfolgt worden. Sie kommen zu dem Ergebnis, „that water certainly will rise in the strand more quickly than in the surrounding tissues", und zwar auf Grund der Erfahrung, daß wässerige Eosinlösung (im besten Fall) in einem abgeschnittenen

1) Er unterscheidet sich aber von einem solchen dadurch, daß an ihm die Ränder nach unten eingeschlagen, bei den etiolierten Trieben nach oben gekrümmt sind.

2) Vgl. Sachs, Ges. Abhandlungen, I, pag. 203.

3) Untersuchungen über die Lebermoose, III, pag. 92.

4) A. a. O., pag. 378 Anm.

Thallusstück von Blyttia Lyellii in 20 Minuten 1 cm hoch im Strange stieg. Ein derartiger Versuch kann aber nichts darüber aussagen, ob in der Pflanze selbst eine Wasserbewegung in dem Strange irgendwie in Betracht kommt. Wenn man die ständig feuchten Standorte der Pflanzen, ihre Fähigkeit, Wasser von außen direkt aufzunehmen und die unbedeutende Entwicklung des Stranges bedenkt, so scheint es mir unwahrscheinlich, daß der Strang für die Wasserbewegung innerhalb der Pflanze von irgend erheblicher Bedeutung ist.

Der verschiedenen Höhe, welche die Ausbildung der Vegetationsorgane bei beiden Arten erreicht hat, entspricht auch eine solche derjenigen Sprosse, welche die Sexualorgane tragen. Über ihren Bau herrschen Anschauungen, die mir unzulänglich erscheinen.

Einig sind alle Autoren darin, daß die nur als ganz kleine Anhängsel des Thallus erscheinenden Sexualsprosse als auf der Thallusunterseite (rechts und links von der Mittelrippe) entspringende Seitensprosse zu betrachten sind. Auch über die Auffassung der männlichen Äste sind keine tiefgreifenden Meinungsverschiedenheiten vorhanden. Die von H. Phyllanthus zeigen sich als die primitiver gebauten, im Gegensatz zu Stephanis Angabe[1]): („rami masculi brevissimi, basi haud pedicellati disciformes"), welche nur für H. flabellatum zutrifft, sind sie keulenförmig, und zeigen vielfach einen wenn auch kurzen, so doch deutlichen Stiel. Namentlich ist dies bei den am ungeflügelten Teil des Thallus entspringenden Ästen der Fall (Fig. 129). Bei den weiter oben stehenden ist der Stiel kürzer oder ganz verschwunden. Ein Längsschnitt (Fig. 130) zeigt, daß die Antheridien in schief nach oben gerichteten Höhlungen sitzen[2]),

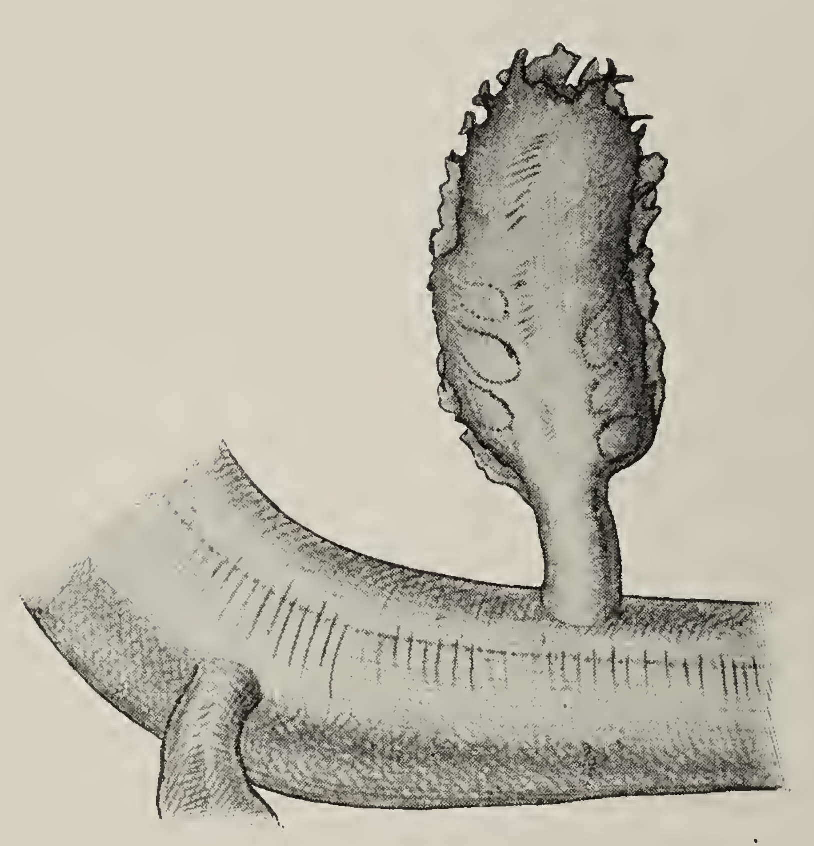


Fig. 129. Hymenophytum Phyllanthus, männlicher Sproß von unten. Die Antheridienhöhlen schimmern durch.

1) Species Hepaticaum. Genf u. Basel 1900.

1) Sie verhalten sich also ebenso wie die von H. flabellatum. Die Angabe Schiffners in Engler-Prantl, Nat. Pflanzenfamilien, Bd. I, 3, pag. 54, wonach bei H. Phyllanthus im Gegensatz zu H. flabellatum die Antheridien „ohne besondere Hülle" sein sollen, ist irrig.

der Querschnitt zeigt deshalb die Antheridienhöhlen meist schief getroffen. Er läßt ebenso wie die in Fig. 129 wiedergegebene Ansicht von unten erkennen, daß der männliche Ast am Rande geflügelt ist, worauf wegen des Vergleichs mit den weiblichen Ästen hinzuweisen ist.

An den männlichen Sexualästen von H. flabellatum dagegen ist eine Gliederung, die an die der vegetativen Äste erinnert, nicht mehr nachweisbar. Sie stellen Scheiben dar, welche dem Thallus aufsitzen und die Antheridien auf ihrer Außenseite tragen. Nur aus vergleichenden Gründen ist hier anzunehmen, daß die Antheridien auf der Oberseite dieser ganz reduzierten Äste sitzen. Wie man sich die Reduktion denken kann, habe ich in Fig. 130 punktiert eingezeichnet: die Unterseite dieser Äste ist gar nicht mehr zur freien Entwicklung gelangt, sie bleibt mit dem Thallus, an welchem der Sexualast entspringt, im Zusammenhang. Bei keinem anderen Lebermoos ist mir eine so weitgehende Reduktion bekannt.

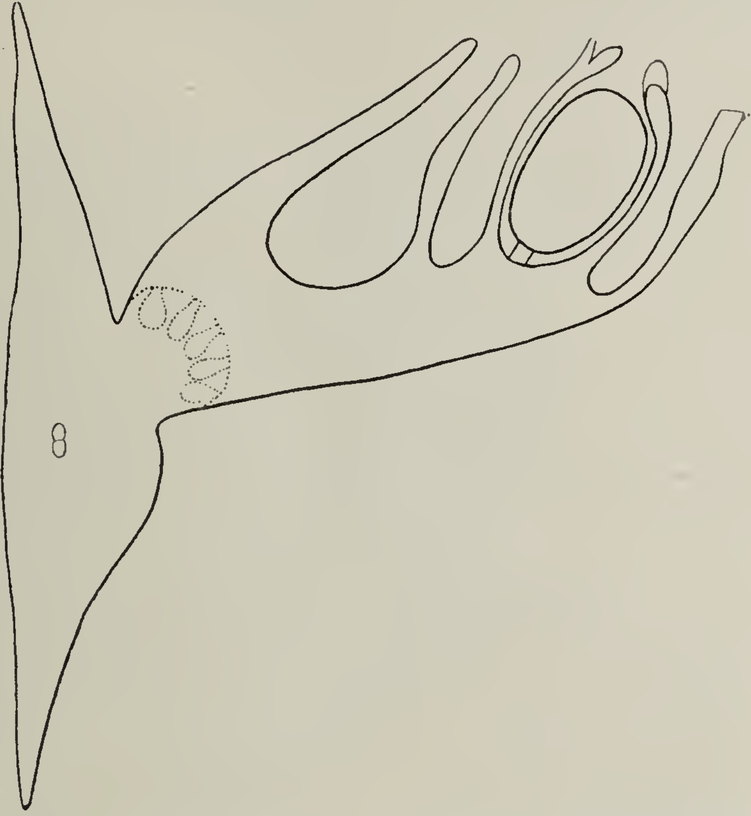


Fig. 130. Hymenophytum Phyllanthus. Längsschnitt eines männlichen Zweiges (der Thallus, an welchem er sitzt, ist quer getroffen). Die Gestaltung der männlichen Sprosse von H. flabellatum ist punktiert eingezeichnet.

Es fragt sich, ob sie sich hier mit der Gesamtgestaltung der Pflanze in Zusammenhang bringen läßt.

Meiner Ansicht nach ist das der Fall. Hymenophytum ist diöcisch, es handelt sich also darum, daß die Spermatozoiden zu den weiblichen Ästen gelangen, was teils durch Wassertropfen, teils durch kleine auf dem Thallus herumkriechende Tiere geschehen wird. Hymenoph. Phyllanthus besitzt, wie erwähnt, einen Thallus, der sich nur wenig über das Substrat erhebt; es ist hier genügend für Wasser gesorgt, in welches die Spermatozoiden austreten können. Anders bei H. flabellatum. Hier würden die mit Spermatozoiden beladenen Wassertropfen leicht zwischen Thallus und Sexualast haften bleiben, wenn der letztere so gestaltet wäre wie bei H. Phyllanthus. Dadurch, daß er ganz kurz scheibenförmig ist und die Antheridien auf der A u ß e n s e i t e trägt, ist ein Abspülen der Spermatozoiden oder das Anhaften eines spermatozoidhaltigen Wassertropfens an ein Tier ermöglicht.

Die weiblichen Sexualäste beschreibt Stephani (a. a. O. in der Gattungsdiagnose) als versehen mit einem „Involucrum compresso-bilabiatum. labiis inaequalibus. postico minore. antico lacinulis accretis carnoso“; während für H. flabellatum angegeben wird „Involucrum depresso labiatum. labiis inaequalibus. postico majore . . .“

Der Widerspruch. daß die untere Lippe des Involucrums (Perichätiums) bald als die kleinere. bald als die größere bezeichnet wird. beruht vielleicht auf einem lapsus calami. aber tatsächlich bestehen auch zwischen den beiden Arten Verschiedenheiten. die zu wenig beachtet worden sind.

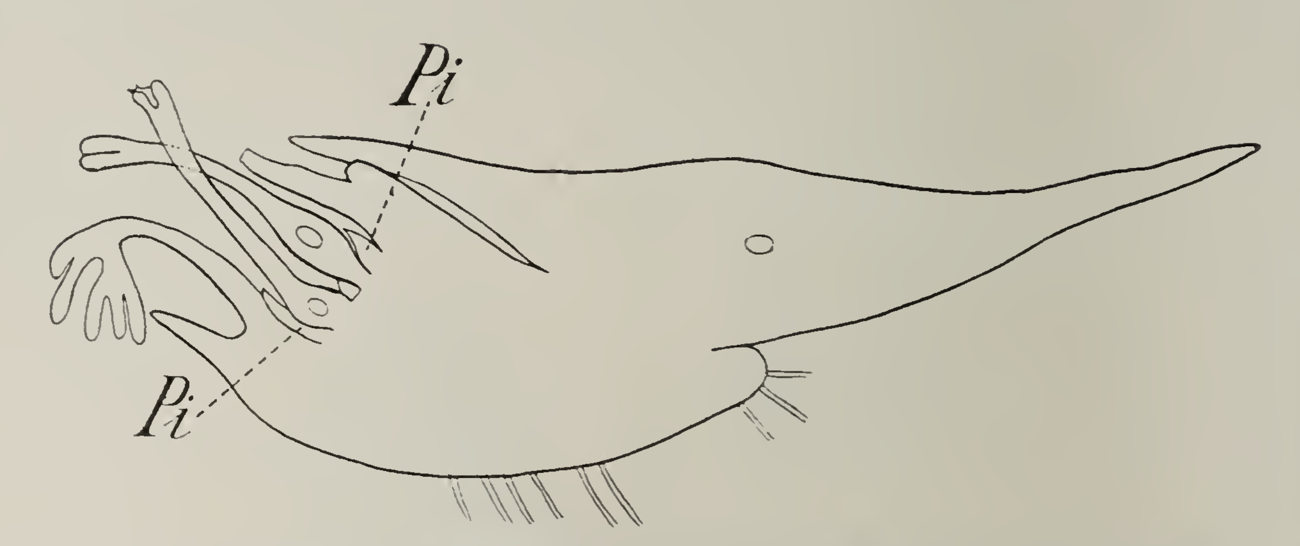


Fig. 131. H. Phyllanthus. Längsschnitt durch einen weiblichen Sproß, auf dessen Unterseite Rhizoiden, *Pi* Perianth.

Den einfachsten Bau zeigt H. flabellatum (vgl. Fig. 133, *I*). Hier stecken die Archegonien tatsächlich in einer zweilappigen Hülle, deren unterer Lappen bedeutend größer ist als der obere; außer den Archegonien befinden sich in der Hülle nur schleimabsondernde (meist zweizellige) Keulenhaare im Innenraum; namentlich findet sich hier im Gegensatz zu H. Phyllanthus innerhalb des Perichätiums noch keine Andeutung des nach der Befruchtung entstehenden Perianths. Wie ist nun die Hülle aufzufassen? Daß die obere Schuppe einen Dorsalauswuchs des Sexualastes darstellt, ist klar. Der untere Lappen (welcher gelegentlich Andeutungen lamellenförmiger Auswüchse auf seiner Außenseite zeigt) soll nach Stephani[1]) auch auf der Dorsalseite des Fruchtastes entspringen. Diese Ansicht kann ich nicht teilen. Stephani ist zu ihr gelangt dadurch, daß der Fruchtast mit seiner Unterseite stark hervorgewölbt ist; er meint, unter der Unterlippe rage der freie Spitzenteil des Fruchtastes hervor. Eine solche freie Spitze, die sich aus der charakteristischen Zellenanordnung, der Stellung der Anfangsorgane etc. erkennen ließe, ist aber nirgends nachweisbar. Vielmehr ist die „Unter-

1) Hedwigia 1889, pag. 162.

lippe" offenbar entstanden durch Auswachsen des Randes (und der Spitze) des Fruchtastes; ein solches Auswachsen der Spitze kommt auch an den vegetativen Ästen des Thallus, wie Leitgeb gezeigt hat, regelmäßig vor. Auch das einzige jüngere Stadium, welches ich finden konnte, stimmt mit dieser Ansicht durchaus überein; sie erklärt zugleich, warum die untere „Lippe" meist in der Mitte ausgerandet ist, die Bucht entspricht der Stelle, wo vor dem Auswachsen der Vegetationspunkt lag.

Namentlich aber spricht dafür auch der Bau der Fruchtäste von H. Phyllanthus. Hier ist besonders deutlich zu sehen, daß der Fruchtast ebenso wie der Antheridienast geflügelt ist; der Flügel (*R* Fig. 132) läuft hier weiter hinab als bei H. flabellatum, das Ende desselben erscheint als



Fig. 132. H. Phyllanthus. Weiblicher Sexualsproß von unten. *R* ausgewachsener Rand des Thallus.

eine einschichtige Schuppe, welche unterhalb des Perichätiums sitzt. Dieses ist hier becherförmig und mit zahlreichen, fein zerteilten Auswüchsen versehen. Es erinnert am meisten an das becherförmige Involucrum von Blyttia (vgl. z. B. die Abbildung Fig. 220 in meiner Organographie). Hier wie dort bilden nach meiner Ansicht die fein zerteilten Auswüchse des Perichätiums einen Apparat, der Wassertropfen kapillar festhält und so die Befruchtung begünstigt. Wir sehen also, daß dieses becherförmige, mit Auswüchsen besetzte Involucrum der oberen Schuppe bei H. Phyllanthus entspricht. Die untere Schuppe

ist hier viel kleiner, offenbar im Zusammenhang damit, daß das Perichätium hier viel mehr entwickelt ist als dort.

Mit Blyttia teilt H. Phyllanthus auch die Eigentümlichkeit, daß das Perianth schon vor der Befruchtung angelegt ist. Man findet nämlich außerhalb der Archegonien einige oben zerschlitzte, schuppenförmige Gebilde, das sind dieselben, welche später auf der Spitze des Perianths sitzen. Sie werden durch interkalares Wachstum ihrer Insertionszone weit emporgehoben. Bei H. flabellatum sind diese zerteilten Lappen an der Spize des Perianths nicht vorhanden, dieses ist ja zur „Blütezeit“ nicht wahrnehmbar[1]), es geht aus einer meristematischen Zone außerhalb der Archegonien hervor.

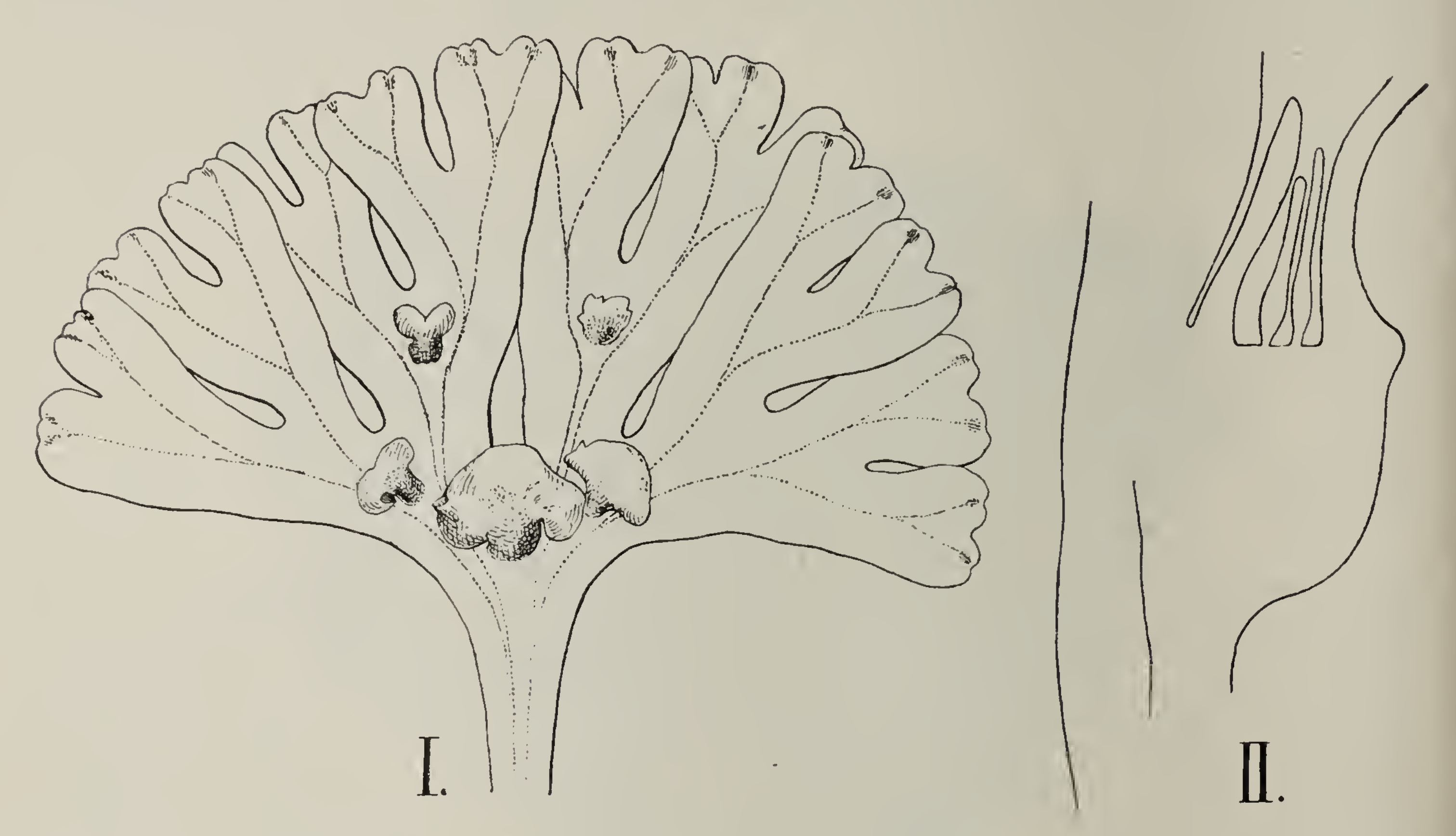


Fig. 133. H. flabellatum. I. mit weiblichen Sexualsprossen auf der Unterseite der assimilierenden; II. Thallusstück mit weiblichem Sexualsproß im Längsschnitt (stärker vergr. als I.).

Daß die Fruchtäste von H. Phyllanthus einen primitiveren Charakter haben als die von H. flabellatum, spricht sich auch darin aus, daß sie an ihrer Unterseite Rhizoiden entwickeln und daß an ihrer Basis nicht selten gestreckte Zellen im Gewebe auftreten, welche den zentralen Zellstrang der vegetativen Sprosse andeuten. Das hat schon Leitgeb gesehen, wenn Stephani (Species Hepat. pag. 306) sagt: „Die fertilen Äste aller Arten enthalten keinen solchen Strang; wenigstens habe ich ihn hier, entgegen den Angaben Leitgebs, nie gesehen“, so

---

1) Leitgeb (Lebermoose, Bd. III, pag. 25) läßt diese Frage für „Umbraculum“ (H. flabellatum) unentschieden, vermutet aber, daß auch hier die innere Hülle schon vor der Befruchtung angelegt werde. Diese Vermutung hat sich nicht bestätigt.

ist dazu zu bemerken, daß Leitgeb (a. a. O. pag. 104) nur von „Anfängen feiner Bündel langgestreckter und verdickter Zellen“ spricht und diese sind auch nicht selten, wenngleich nicht immer nachweisbar.

Wir können auch die weiblichen Äste von H. flabellatum uns aus einer Reduktion derer von H. Phyllanthus entstanden denken, wie oben bemerkt, dadurch, daß 1. das Perichätium auf eine Schuppe reduziert, 2. der Thallusflügel vergrößert, 3. die Anlegung des Perianths auf eine spätere Entwicklungsstufe verlegt wurde. Die Übereinstimmung von H. Phyllanthus mit Blyttia aber weist darauf hin, daß es nicht dem Sachverhalt entspricht, wenn Schiffner[1]) die beiden Gattungen in getrennte Abteilungen stellt, zweifellos ist Hymenophytum mit Blyttia

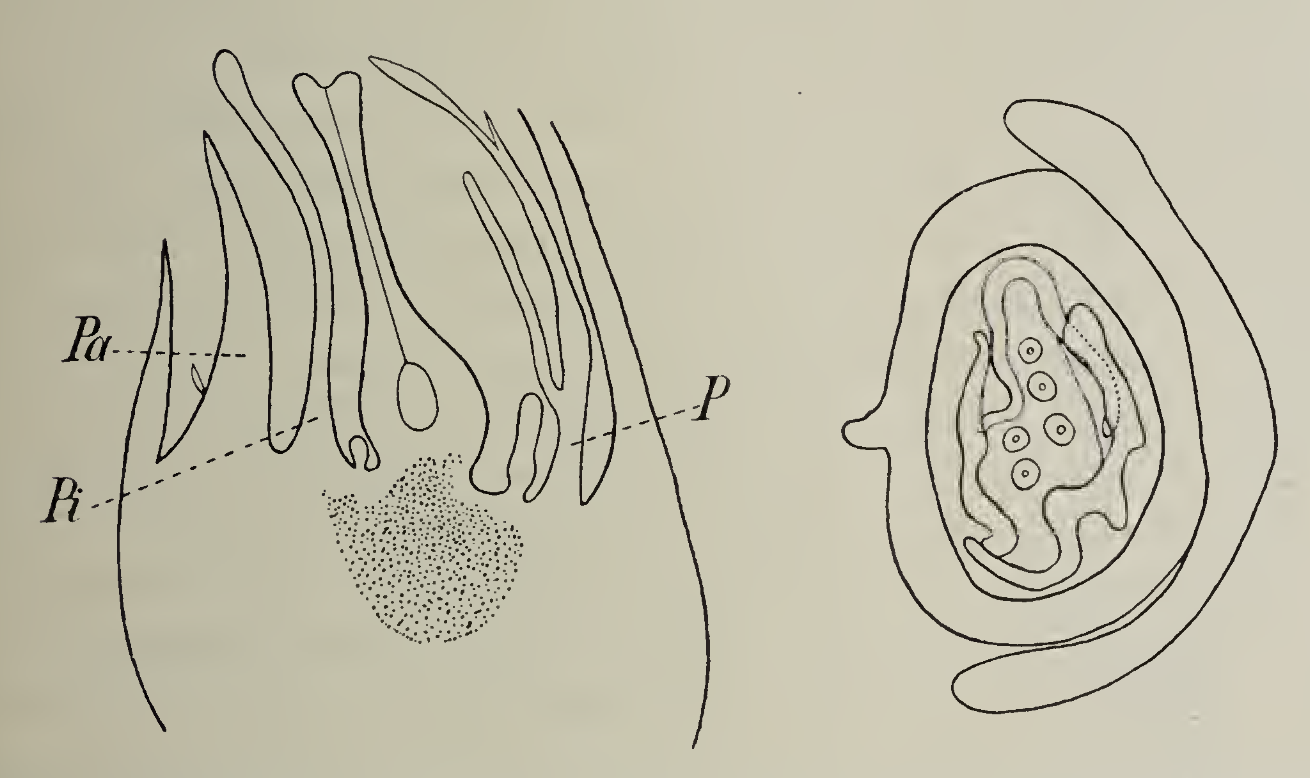


Fig. 134. Hymenophyt. Phyllanthus. Links weiblicher Sexualsproß (mit befruchtetem Archegonium) im Längsschnitt (*Pa* Perichätium, *Pi* (und *P*) Perianth), rechts im Querschnitt. Das punktierte Gewebe ist embryonal.

näher verwandt als mit Metzgeria. Das ergibt sich ferner aus dem Bau der Kapseln, welcher zugleich zeigt, daß die beiden Arten auch in dieser Beziehung konstante Unterschiede aufweisen, welche ihre Vereinigung in eine Gattung als zweifelhaft erscheinen lassen. Denn es finden sich auch hier Unterschiede, wenn auch in den Grundzügen Übereinstimmung herrscht[2]).

1) Engler und Prantl, Die natürl. Pflanzenfamilien, I, 3. Blyttia (Pallavicinia) und Symphyogyna werden dort zu der „Leptotheceae“, Hymenophyten zu den Metzgerioideae gestellt.

2) Vgl. J. Andreas, Über den Bau der Wand und die Öffnungsweise des Lebermoosporogons, Flora 1899, pag. 193 ff. Stephani's Angabe „cellularum parietes brunneae valde incrassatae“ ist darnach nicht zutreffend.

Es besteht die Kapselwand, von der Spitze abgesehen, aus zwei Zellschichten, einer (zuweilen auch zwei) zartwandigen inneren und einer äußeren, welche die Bewegungen beim Öffnen der Kapsel bedingt. Bei H. flabellatum sind die Radialwände der Zellen ungleichmäßig, bei H. Phyllanthus gleichmäßig verdickt, man kann daran die Kapseln beider Arten leicht erkennen; zugleich ist bemerkenswert, daß H. Phyllanthus auch in dieser Beziehung mit Blyttia übereinstimmt. An den Aufrißstellen sind bei H. flabellatum nur die der Rißstelle abgekehrten Längswände verdickt, und hier zeigen die Verdickungen Annäherung an die Halbringform. Da die Querwände nicht oder doch nicht vollständig verdickt zu sein pflegen, ist ein Schrumpfen der Kapseln in der Querrichtung erleichtert. Die aufgesprungenen Kapseln von H. flabellatum, welche ich fand, zeigten die normale Teilung der Kapselwand in vier Klappen. Zwei Kapseln von H. Phyllanthus, welche in Alkohol gelegen hatten, öffneten sich beim Austrocknen in zwei Längsrissen, oben blieb die Kapselwand ganz. Die rahmenförmig stehenbleibenden Hälften der Kapselwand schrumpften stark und die Elateren schleuderten aus den breit gewordenen Längsöffnungen die Sporen heraus. Ob dies regelmäßig geschieht, vermag ich nicht zu sagen; es scheint aber, daß diese Art des Aufspringens in dem ganzen Verwandtschaftskreis Symphyogyna-Blyttia-Hymenophytum vorkommt; Leitgeb gibt von Blyttia Lyellii (Lebermoose III, p. 85) an, daß es normal eine Capsula quadrivalvis haben dürfte, er aber mehrere Kapseln zweiklappig aufgesprungen gefunden habe, daß aber die Mehrzahl mehr als 4 an dem Scheitel zusammenhängende Klappen gezeigt habe. Damit stimmt auch meine eigene Beobachtung überein. Das Aufspringen der Kapseln beobachtete ich bei Blyttia Lyellii, und zwar — wegen Materialmangel — nur an wenigen Exemplaren. Bei dem einen traten die Risse in der Kapsel an der Basis zuerst auf und verlängerten sich von hier nach der Spitze zu. Sobald ein Riß offen war, begann das Schleudern der Elateren[1]). Es bildeten sich zwei Hauptrisse, die aber auch nicht ganz durchgingen, d. h. die Kapselwand blieb an der Spitze im Zusammenhang. Zwischen diesen Hauptrissen entstand auf der einen Wandhälfte ein weiterer, aber nicht ganz von der Basis nach oben reichender und neben diesem noch ein kleinerer. Das zweite Exemplar (Fig. 135) hatte die Kapsel schon geöffnet. Es waren vier Längsrisse gebildet, aus denen eine lockere Elaterenmasse hervorsah. Die vier Teile der Kapselwand blieben oben miteinander vereinigt, und hier waren die Elaterenbüschel am wenigsten leicht weg-

1) Vgl. Goebel, Über Funktion und Anlegung der Lebermoos-Elatoren Flora 1895.

zublasen, was sich aus den Raumverhältnissen ja leicht erklärt. Festsitzende Elateren waren nicht vorhanden.

In dem zweiten Falle tritt eine Annäherung an die sonst bei den Jungermanniceen übliche Vierteilung der Kapselwand besonders deutlich hervor, wenn sie auch nicht konstant auftritt.

Es läßt sich nicht verkennen, daß die größte Übereinstimmung zwischen Blyttia und Hymenophytum Phyllanthus herrscht, sowohl was den Bau, als was das Aufspringen der Kapseln anbetrifft.

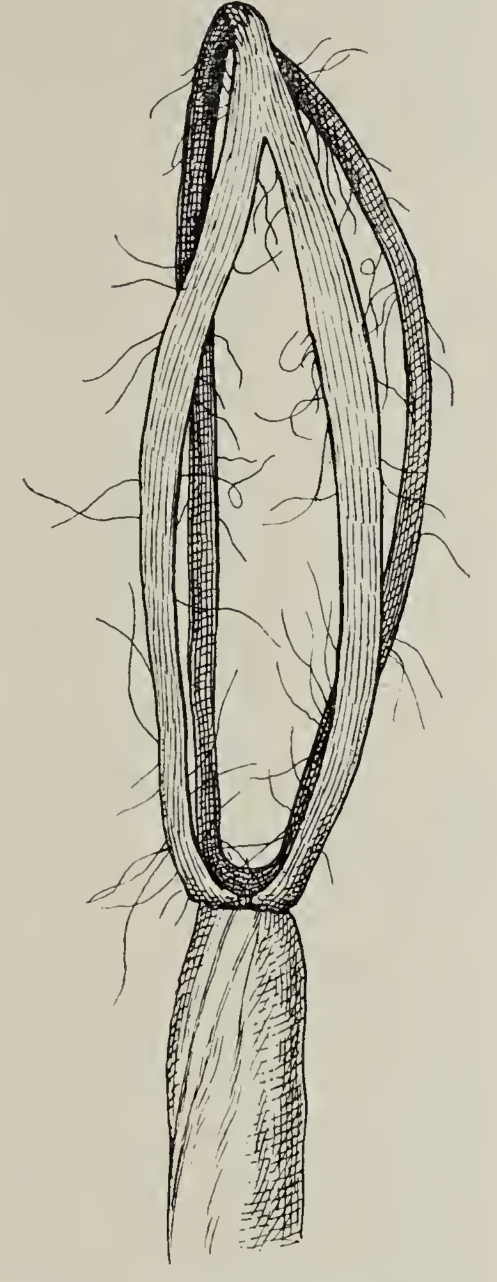


Fig. 135. Blyttia Lyellii. Aufgesprungene Kapsel, 30fach vergrößert.

Besonderes Interesse beansprucht der „Elaterenkörper". Bekanntlich ragt bei Aneura ein verhältnismäßig massiger, bei Metzgeria ein weniger entwickelter Zellkörper in das Innere der Kapsel herein, dessen Funktionen ich früher beschrieben habe[1]). Bei Hymenophytum ist der Elaterenträger noch weniger entwickelt, und bei H. Phyllanthus kann man eigentlich von einem solchen nicht sprechen. Er erscheint nur als eine Verdickung des oberen Teiles der Kapselwand, die Zellen sind dünnwandig und nur an den Ecken verdickt. Bei H. flabellatum sind dagegen die Zellwände ungleichmäßig braun verdickt und der Elaterenträger ist an den 4 Klappen der aufgesprungenen Kapsel als eine Verdickung an jeder Klappenspitze sichtbar. Andreas, welchem nur aufgesprungene Kapseln zur Verfügung standen, hatte vermutet (a. a. O. p. 39), daß sich im jungen Sporogon ein zentraler, steriler Gewebekörper, eine „Columella" wie bei Aneura und Metzgeria ausbilde. Indes ist dies nach der Untersuchung unaufgesprungener reifer Kapseln nicht der Fall, diese zeigen nämlich den „Elaterenträger" ähnlich ausgebildet wie bei H. Phyllanthus, als eine flache Verdickung des oberen Teiles der Kapselwand.

Wir sehen also, daß beide „Arten" doch bedeutende Unterschiede im Bau ihrer Sporogone zeigen. H. Phyllanthus schließt sich in dieser Hinsicht ebenso wie im Bau der Sexualäste an Blyttia an. Es ist

1) Goebel, a. a. O.

möglich, H. flabellatum davon durch Weiterentwicklung nach verschiedenen Richtungen hin abzuleiten, es wäre aber auch möglich, daß H. flabellatum sich von einer symphyogyneartigen Stammform aus entwickelt hat, indem hier am Archegonienstand nach der Befruchtung ein Perianth als Neubildung entstand. Wer der ersteren Ansicht huldigt, wird die beiden Arten in einer Gattung zusammenlassen, wer die zweite für wahrscheinlicher hält, für H. flabellatum den Gattungsnamen Umbraculum beibehalten. Eine sichere Entscheidung darüber zu treffen ist derzeit wohl kaum möglich, aber es ist auch kein Grund einzusehen, weshalb nicht die Bildung eines Perianths mehrmals bei den thallosen Formen eingetreten sein sollte.

Was das Aufspringen der Kapseln anbelangt, so dürfte dies Vereinigtbleiben der Kapselwand an der Spitze wohl mit der Gestalt der Kapseln insofern zusammenhängen, als sich diese Erscheinung, soweit ich sehen kann, nur bei langen schlanken Kapseln findet. Hier können die Sporen, auch wenn die Kapselwand als ein Rahmen stehen bleibt, durch die Elateren leicht hinausgeschleudert werden, bei einer dickeren, mehr kugeligen Kapsel dagegen würde eine vollständige Entleerung der Sporen, wenn die Kapselwand oben geschlossen bleibt, wohl schwieriger vor sich gehen.

Es darf darauf hingewiesen werden, daß ein ähnliches Verhalten sich bei den gleichfalls langzylindrischen Kapseln von Calobryum und Monoclea findet. Wenn wir das Verhalten der großen Mehrzahl der Jungermanniceen, d. h. die Öffnung der Kapsel mit vier Klappen als das ursprüngliche annehmen, würde in der Gruppe der Metzgeroideen, zu denen Metzgeria, Aneura, Blyttia, Symphyogyna und Hymenophytum gehören, eine Abweichung des Kapselbaues noch in der Weise eingetreten sein, daß in allen Gattungen sich im obern Kapselteil ein mehr oder minder stark entwickelter, nicht zur Sporenbildung verwendeter Zellkörper findet. Dieser erscheint bei Blyttia, Symphyogyna und Hymenophytum Phyllanthus wesentlich nur als Verdickung der Kapselwand (wie sie auch bei Marchantiaceen sich findet), welcher offenbar in Beziehung dazu steht, daß diese Kapseln oben geschlossen bleiben. Bei den übrigen Formen ist ein Elaterenträger vorhanden, der sich bei der Reife normal in vier Teile teilt, von denen je einer einer Kapselklappe angehört. Dieser Elaterenträger ist sehr rudimentär bei H. flabellatum, etwas mehr ausgebildet bei Metzgeria und erreicht seine höchste Vollendung bei Aneura, wo er die früher [1]) beschriebenen merkwürdigen Bewegungen ausführt.

---

1) Goebel, Über Funktion u. Anlegung d. Lebermoos-Elateren, Flora 1895, p. 23.

Blyttia xiphioides.

Der allmähliche Übergang zwischen thallosen und foliosen Formen bei den Lebermoosen beansprucht ein besonderes Interesse. In dieser Beziehung habe ich früher auf zwei Vorkommnisse besonders hingewiesen. Einmal auf die merkwürdige von Spruce entdeckte, aber nicht richtig erkannte Pteropsiella (Cephalozia) frondiformis [1]). Hier liegt ein folioses Lebermoos vor, das aber in seinen vegetativen Sprossen zur Thallusbildung übergegangen ist. Es wurde gezeigt, daß der Thallus zustande kommt dadurch, daß die seitlichen Blätter horizontal gestellt sind und „congenital" miteinander verwachsen, während die Amphigastrien der Hauptsache nach auf Schleimpapillen reduziert sind. Es kommt so ein aus einer Mittelrippe und einem einschichtigen Flügel bestehender Thallus zustande, der dem einer Metzgeria ähnlich sieht. Die Sexualäste dagegen behalten die normale Beblätterung bei.



Fig. 136. Blyttia xiphioides. Habitusbild schwach vergr.

Haben wir hier einen Übergang von einer foliosen zu einer thallosen Form so finden sich andererseits auch mehrfach Mittelformen zwischen thallosen und foliosen Formen, speziell in der Gattung Symphyogyna und ihren Verwandten. Es wurde früher z. B. die von H. Karsten als Amphibiophytum dioicum bezeichnete Symphyogyna Brognartii (Flora 1893 p. 98 ff.), ferner Blyttia longispina erwähnt und abgebildet. Bei dieser ist der Thallusrand besetzt mit Zellreihen, die wir als rudimentäre Blätter betrachten können. Unter den in Neuseeland gesammelten Blyttiaarten ist Bl. xiphioides erwähnenswert. Zunächst wegen der Schwankungen in der Ausbildung der Blätter. Im untern Teil des Thallus bestehen sie zuweilen nur aus einer von drei Zellen gebildeten Zellreihe. Weiter oben sind die Blätter Zellflächen, welche in eine Zellreihe endigen, gelegentlich sind auch die Endzellen durch eine Längswand geteilt, was dann eine besondere Annäherung an die Blattbildung anderer Jungermanniaceen darstellt.

Daß die Funktion dieser Blätter — die neben dem sie an Fläche ungemein übertreffenden Thallus als Assimilationsorgane nur in ganz untergeordneter Weise in Betracht kommen können — die des Schutzes

1) K. Goebel, Über rudimentäre Lebermoose, Flora 1893, Bd. LXXVII, pag. 91. Die dort gemachten Angaben sind bestätigt worden von F. Cavers (On asexual reproduction and regeneration in Hepatics, The new phytologist, Vol. II, 1903, pag. 13). Cavers teilt die interessante Beobachtung mit, daß Antheridienäste an der Spitze vegetativ auswachsen, also in die thallose Form übergehen können.

des Vegetationspunkts ist, wurde a. a. O. betont, und auch Stephani hat sich dieser Auffassung angeschlossen. Bei Blyttia xiphioides kann man besonders deutlich sehen, wie die Blattanlagen (welche ursprünglich nicht durch einen Teil des Thallusrandes von einander getrennt sind) sich über den Vegetationspunkt herlegen (Fig. 137), (einzelne greifen auch auf die Ober- oder Unterseite über) und so einen Abschluß nach außen bieten. Da zudem auf der Thallusunterseite zweizellige Schleimpapillen in größerer Zahl vorhanden sind, ist der Vegetationspunkt ausgiebig geschützt[1]).

Bei einer in Neuseeland gesammelten Symphyogyna fand ich statt der Blätter dreizellige Zellreihen, höchstens war die Basalzelle einmal durch eine Längswand geteilt. Bei Hymenophytum stehen am Thallusrande zweizellige Schleimpapillen, welche vielleicht als mit den Blättern von Blyttia homolog betrachtet werden können. Jedenfalls sehen wir, in wie variabler Ausbildung die rudimentären Blätter bei dieser Gruppe auftreten.

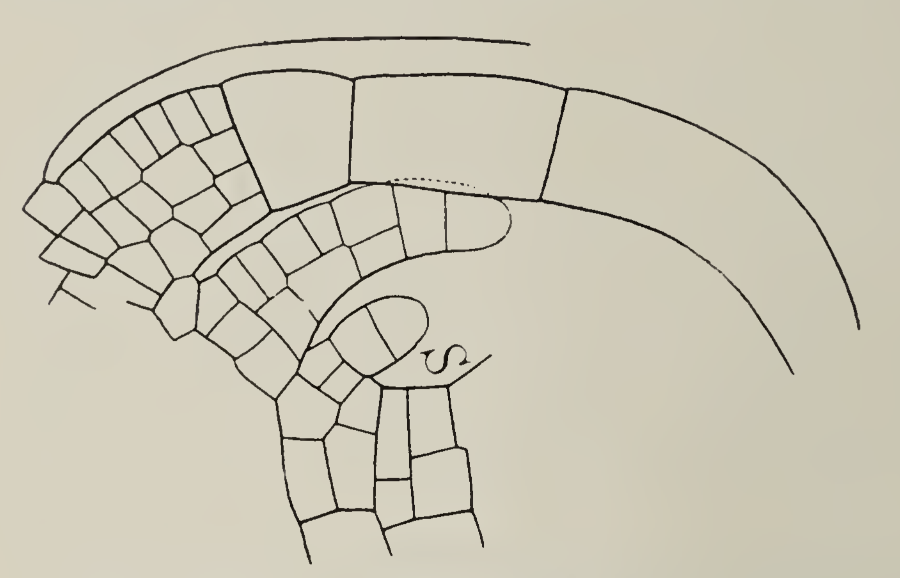


Fig. 137. Blythia xiphioides. Vegetationspunkt mit Blättern, stark vergr.

Was den neuerdings[2]) gemachten Versuch, die foliosen Lebermoose als die primitiveren, die thallosen als die von ihnen abgeleiteten zu betrachten, anbetrifft, so habe ich früher schon hervorgehoben, daß er auf einer sehr schmalen Basis von Beobachtungstatsachen aufgebaut ist, wesentlich nur darauf, daß bei der Keimung von Preissia am jugendlichen Thallus zunächst seitliche Lappen auftreten, die als „reduzierte Blätter" betrachtet werden und darauf, daß im Thallus der Marchantiaceen eine oft weitgehende anatomische Gliederung vorkommt. In wieweit die letzterwähnte Tatsache für eine Abstammung der thallosen Formen von foliosen sprechen soll, ist mir nicht klar geworden. Die

1) Der in Flora 1893, pag. 99, Fig. 16 abgebildete Flächenschnitt durch den Vegetationspunkt von Symphyogyna Brognartii stimmt mit dem von Blyttia xiphoides (Fig. 137) sehr überein. Aber bei ersterer Pflanze wachsen die Blätter noch ziemlich stark weiter (vgl. die dort gegebenen Abbildungen), bei Blyttia bleiben sie stehen, während der Thallus sich stärker verbreitert. Es ergibt sich so ein verschiedener Habitus im fertigen Zustande.

2) v. Wettstein, Handbuch der systemat. Botanik, Bd. II, 1, pag. 42.

erste könnte man höchstens verwenden, um wahrscheinlich zu machen, daß Preissia eine ähnliche Gliederung besessen habe, wie wir sie bei manchen Blyttien und Symphyogynen kennen, nicht aber für eine Ableitung dieser Formen von vollständig foliosen. Ich glaube nicht, daß es gelingen wird, die Mannigfaltigkeit der Gestaltbildung der Lebermoose auf ein Schema zurückzuführen. Daß foliose Formen thallos werden können, habe ich, wie oben erwähnt, früher für Pteropsiella gezeigt, und für die früher von mir vertretene Auffassung, daß ursprünglich nur die Träger der Sexualorgane eine höhere morphologische Gliederung zeigten, und diese Sexualsprosse dann immer mehr vegetativ wurden, würde es eine Stütze sein, wenn es gelänge, zu zeigen, daß die anakrogynen Formen allgemein von akrogynen sich ableiten lassen. Ein solcher Nachweis aber scheint mir derzeit nur möglich in Gestalt eines umfangreichen Gebäudes von Hypothesen, dessen Aufführung ich andern überlassen möchte.

Metzgeria saccata.

Unter den sonst so einförmig gestalteten Metzgeria-Arten nimmt M. saccata insofern eine besondere Stellung ein, als sie allein an ihrem Thallus Einrichtungen aufweist, welche den „Wassersäcken“ vieler folioser Formen analog sind. Ich habe diese interessante Metzgeria-Art, welche epiphytisch zwischen anderen auf Baumrinden wachsenden Moosen, z. B. Dicnemon, wächst, bei Arthurs Pass in Neuseeland gesammelt, und möchte hier um so mehr auf sie zurückkommen, als über ihre Morphologie zwei Auffassungen bestehen.

In der Abhandlung „Die Blattbildung der Lebermoose und ihre biologische Bedeutung“[1]) habe ich die blasenförmigen Anhängsel am Rande des Thallus als den Wassersäcken folioser Formen analog aufgefaßt und über ihre Entstehung gesagt: „Angelegt werden die Säcke schon nahe am Scheitel durch nach unten konkave Einwölbung einzelner Randpartien des Thallus, diese werden dann bei weiterem Wachstum zu kapuzenförmigen Gebilden“, d. h. also der Thallus rollt sich nach unten konkav ein, einzelne Stücke erfahren ein gesteigertes Flächenwachstum und werden so zu blasenförmigen nach unten offenen Anhängseln.

Ganz anders ist die Auffassung Stephanis[2]). Er schildert die Pflanze als versehen mit „alae decurvae, profunde inciso — lobulatae, lobulis a latere exteriore convolutis, sub fronde occultis, inflato — clavatis . . . . d. h. also nach seiner Meinung ist der Thallus versehen

---

1) Flora 1893, pag. 423 ff.

2) Species Hepaticarum 1899, pag. 298.

mit besonderen Anhangsorganen, welche als Randlappen erscheinen und zusammengerollt und aufgeblasen keulenförmig sind.

Erneute Untersuchung hat mir aber gezeigt, daß meine früher geäußerte Auffassung richtig, die Stephanis demzufolge unrichtig ist. Es ist an dem Thallus von M. saccata ebensowenig eine Lappenbildung vorhanden als bei irgend einer andern bis jetzt bekannten Metzgeriaart, während eine solche bei Symphyogyne- und Blyttia-Arten, wie auch oben erwähnt wurde, vorkommt. Vielmehr haben wir auszugehen von der Tatsache, daß der Thallusrand nach unten eingerollt ist. Diese Gestalt behält er zuweilen auch ziemlich lange bei. So entspringt z. B. in Fig. 138 aus der Mittelrippe eines mit Wassersäcken versehenen Thallus ein Thallusast, dessen Rand nach unten eingeschlagen ist. Denken wir uns diesen an einzelnen Stellen nach oben ausgestülpt, so erhalten wir die Wassersäcke, es sind keine „lobuli“ vorhanden und deshalb können sie auch nicht vom äußeren Rande her eingerollt sein. Man findet auch alle Übergangsstufen von deutlich blasenförmig gestalteten Wassersäcken, zwischen denen Randpartien, welche nur schwach nach unten eingekrümmt und wenig gewachsen sind, sich befinden, und dem in Fig. 138 abgebildeten Seitensproß. Denkt man sich den Thallus flach ausgebreitet, so würden natürlich die stärker gewachsenen, zur Wassersackbildung verwandten Teile über die anderen vorspringen, aber von einer Lappenbildung in Stephanis Sinne kann keine Rede sein. Andere aus der Mittelrippe entspringende Sprosse beginnen übrigens sofort mit der Wassersackbildung und entwickeln auf der Unterseite der Wassersäcke, welche der morphologischen Thallusoberseite entspricht, zahlreiche Rhizoiden. — In dem früher

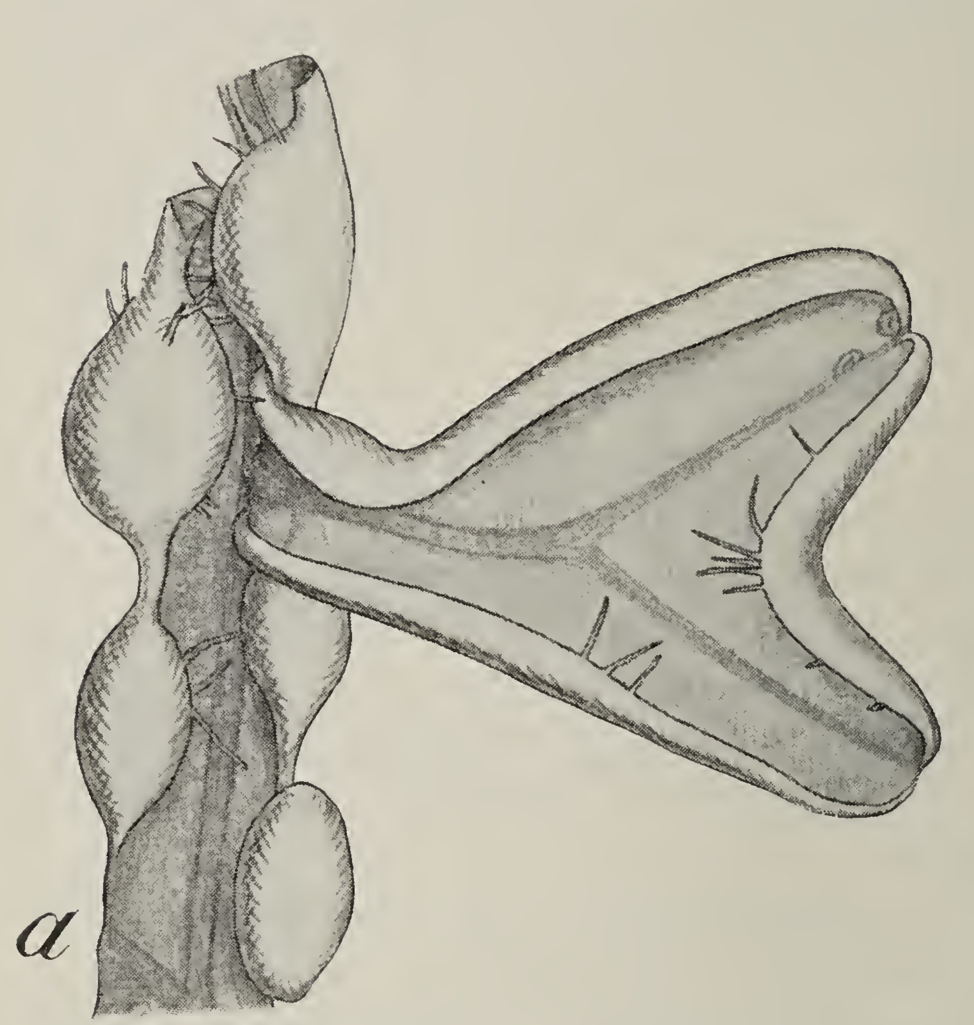


Fig. 138. Metzgeria saccata. Habitusbild (22fach vergr.) von unten.

untersuchten Exemplare waren in den Wassersäcken keine Tiere vorhanden, es wurde damals schon die Vermutung ausgesprochen, daß das Fehlen der in den Wassersäcken der Lebermoose sonst so häufig vorkommenden Tiere kein konstantes sein werde. Bei dem jetzt untersuchten Material fanden sich Tiere sowohl wie organischer Detritus häufig in den Blattohren.

Die beobachteten weiblichen Sexualäste waren nicht muschelförmig, sondern nach oben hin eingefaltet, und am Rande mit einer oder zwei divergierenden Reihen von Borstenhaaren besetzt, die vereinzelt auch auf der Unterseite auftreten können. Schiffners[1]) Meinung, daß bei Metzgeria der weibliche Sproß auf seiner Oberseite zu einer herzförmigen, halbkugelig hohlen, behaarten Hülle auswachse, ist meiner Ansicht nach durchaus irrig; schon die nicht gerade seltenen Fälle, in denen ein als Sexualast angelegter ventraler Thalluszweig vegetativ weiter wächst, zeigen, daß die „Hülle" tatsächlich der Sexualsproß ist. Das Fehlen einer Mittelrippe, welches Schiffner besonders betont, fällt um so weniger in das Gewicht, als auch schmächtige vegetative Adventivsprosse einer solchen entbehren.

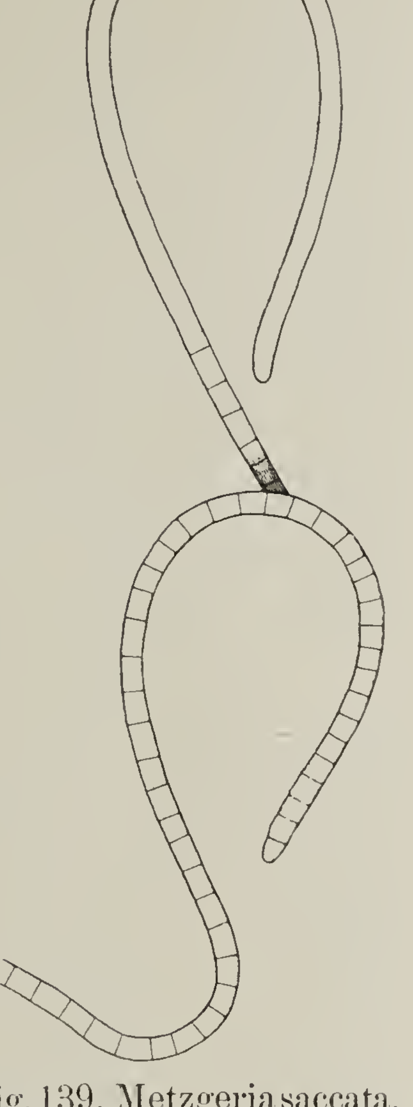


Fig. 139. Metzgeria saccata. Schnitt durch den Thallus parallel der Thallusunterseite, zwei Wassersäcke sind getroffen.

Treubia.

Das sporadische Auftreten dieser Gattung in Java[2]) ließ vermuten, daß sie dort außerhalb des Zentrums ihres Verbreitungsbezirkes wächst. Diese Vermutung wurde mir zur Gewißheit, als ich in Neuseeland in einer ganzen Anzahl von Standorten Treubia antraf[3]). Da eine Art von Samoa angegeben wird, so ist nicht zu bezweifeln, daß wir in Java nur einen der westlichsten Standorte einer eigentlich dem pacifisch-neuseeländischen Gebiete angehörigen Gattung vor uns haben.

1) Nat. Pflanzenfamilien, a. a. O., pag. 53.

2) Meines Wissens ist der Standort, an welchem ich die Pflanze 1886 auffand, bis jetzt der einzige geblieben, vgl. Goebel, Morpholog. und biolog. Studien, Ann. du jardin bot. de Buitenzorg, Vol. IX.

3) So auf der Südinsel bei Dunedin, Jacksons, Otira Gorge, auf der Nordinsel bei Wellington (Kaitoki). Es ist merkwürdig, daß dies große schöne Lebermoos nicht längst aus Neuseeland bekannt geworden ist.

Ob die in Neuseeland gefundenen Treubien identisch sind mit Tr. insignis und ob vielleicht in Neuseeland verschiedene „kleine Arten" vorkommen, wage ich nicht zu entscheiden und überlasse diese Frage den Lebermoos-Systematikern. Erwähnt sei nur, daß im Habitus gegenüber der javanischen Art die neuseeländischen Treubien kleine Abweichungen zeigen. So bedeutende Größe wie die erstere habe ich die letzteren nicht erreichen sehen. Vielfach sind die Blätter statt flach ausgebreitet zu sein nach oben gewölbt; auch fiel mir die besonders reichliche Schleimabsonderung auf der Unterseite und die dunkler grüne Farbe auf. Von der javanischen Art habe ich früher mehrzellige (drei- bis vierzellige) Brutkörper beschrieben. Solche Brutkörper finden sich auch bei den neuseeländischen Treubien oft in sehr großer Menge. Indes bestehen sie aus viel zahlreicheren Zellen, als die für die javanische Form früher bildlich dargestellten sie zeigen (Fig. 140, A, B). Ob dies wirklich ein konstanter Unterschied ist, oder die bei der javanischen Form untersuchten Brutknospen vielleicht noch nicht ganz fertig waren, vermag ich derzeit nicht zu sagen, da ich keine brutknospentragenden javanischen Treubien zur Hand habe.

Im übrigen aber ist der morphologische und anatomische Aufbau der neuseeländischen Treubien ein mit dem früher Beschriebenen übereinstimmender. Hier sei nur bemerkt, daß Stephanis Bezeichnung der Blätter als „Einschnitte des Flügels des Thallus" eine unzweckmäßige ist. Wie ich früher hervorgehoben habe, können wir von Blättern bei den thallosen und foliosen Lebermoosen dann sprechen, wenn am Vegetationspunkte in gesetzmäßiger Reihenfolge und Stellung Auswüchse angelegt werden, die je nach der Größe, welche sie, und nach der Ausbildung, welche die tragenden Achsen erreichen, verschieden stark von der letzteren abgegliedert sein können.

Bei Treubia wird nun in jedem Segment ein Blatt angelegt. Und zwar liegen, wie meine früheren Angaben und Abbildungen zeigen und Fig. 140, I, II bestätigt, die Blätter nicht, wie Stephani meint, „völlig in einer Ebene". Vielmehr stehen sie (wie früher angegeben) nur annähernd horizontal. Schon sehr früh, wenn das Blatt noch einschichtig ist, zeigt es eine Schiefstellung, die Blattflächen stehen annähernd den Dorsalschuppen (s. Fig. 140) der gegenüberliegenden Blattreihe parallel; es ist kein Grund vorhanden, die Blattdeckung nicht als unterschlächtige zu bezeichnen.

Daß die Dorsalschuppen auch als Schutz des Vegetationspunktes in hervorragender Weise in Betracht kommen, geht aus der Abbildung

Fig. 140, *I* deutlich hervor; dies ist zu betonen, weil Stephani[1]) meinte, „daß die Dorsalschuppe wohl lediglich eine Hülle für die Sexualorgane ist“ und rudimentär werde, sobald „diese, welche der Anlage nach jedenfalls stets vorhanden sind, nicht entwickelt werden“. Vielmehr sehen wir, daß die Dorsalschuppen, auch wo keine Sexualorgane

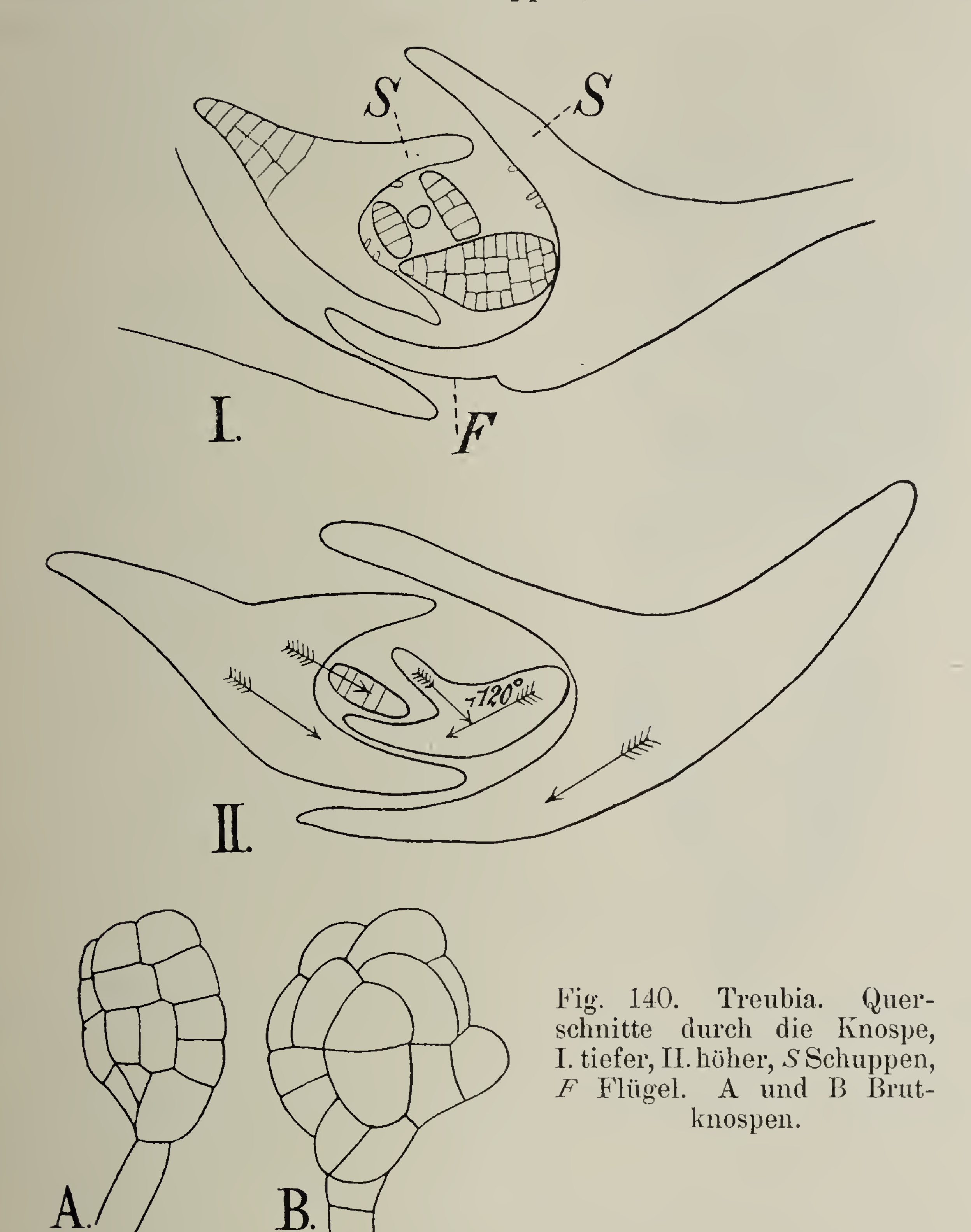


Fig. 140. Treubia. Querschnitte durch die Knospe, I. tiefer, II. höher, *S* Schuppen, *F* Flügel. A und B Brutknospen.

angelegt sind, kräftig entwickelt sind und zusammen mit den nach unten übergreifenden Blattlappen die Stammknospe um so mehr schützen, als die Zwischenräume mit Schleim ausgefüllt sind. Bei Fossombronia und den foliosen Formen wird dasselbe erreicht durch die annähernd in vertikaler Richtung erfolgende Entwicklung der Seitenblätter, wozu

1) Hedwigia 1891, pag. 192.

noch vielfach die Amphigastrien treten, welche bei Treubia durch die flügelförmige Verbreiterung des Blattes nach unten (Fig. 140, *I*) überflüssig werden. Treubia stellt sozusagen einen der mancherlei Versuche dar, den die Lebermoose gemacht haben, um vom thallosen in den foliosen Zustand überzugehen, wobei, wie früher betont, der Schutz des Vegetationspunktes in hervorragender Weise in Betracht kommt; Blatt-Dorsalschuppe von Treubia entspricht dem Blatte von Fossombronia in dieser Beziehung.



Fig. 141. Moerkia Cockaynii. Habitusbild einer weiblichen Pflanze von oben (hinten der Seitenrand nach oben eingeschlagen), V_1 abgeschnittener Seitensproß.

Moerkia Cockaynii.

In der Flora of New Zealand gibt Mitten[1]) als in Neuseeland wachsend Steetzia Lyellii Nees an, worunter in der Synopsis hepaticarum verschiedene Formen, namentlich Blyttia Lyellii und Moerkia hibernica zusammengefaßt waren. Auf der Südinsel fand ich an verschiedenen Standorten eine unserer M. Blyttii nahestehende von ihr aber auf den ersten Blick leicht unterscheidbare Form, die ich als M. Cockaynii bezeichnen möchte, zu Ehren meines um die Erforschung der Flora Neuseelands hochverdienten Freundes, Herrn Dr. L. Cockayne.

Die Pflanze, welche ich eine Zeitlang auch lebend im Münchener botanischen Garten kultivierte, fällt schon durch ihre Größenverhältnisse und ihre fleischige Beschaffenheit auf. Während Stephani (a. a. O., pag. 360) von M. Blyttii angibt „frons ad 25 mm longa ex angusta basi ad 15 mm lata", überschreitet die Durchschnittsbreite und Länge des Thallus von M. Cockaynii diese für M. Blyttii als Maximum geltenden Maße. Die Thallusränder sind meist nach oben eingekrümmt und gewellt, und namentlich auch die Thallusspitze selbst ist stark nach oben eingekrümmt, so daß der Vegetationspunkt um 180° gewendet annähernd wieder horizontal liegt (Fig. 142). Die Rhizoidbildung be-

---

1) pag. 165.

ginnt im Zusammenhang mit dieser Aufrichtung der Scheitelregion erst ziemlich weit hinter ihr auf der breit nach unten vorgewölbten Mittelrippe, welche gegen 40 Zellen dick ist. Sie ist später dicht besetzt mit sehr langen rotbraun gefärbten Rhizoiden, die auf der Thallus unterseite stehenden Schleimhaare sind mit bloßem Auge schon auf der Unterseite des Thallus als helle Striche zu erkennen, sie stellen Zellreihen dar (vgl. Fig. 142, II). Die Archegonienstände sind von einem aus an der Basis ringförmig verwachsenen Schuppen gebildeten Perichätium umgeben (Fig. 141), sie folgen teilweise (wie der Längsschnitt Fig. 142) zeigt dicht aufeinander.

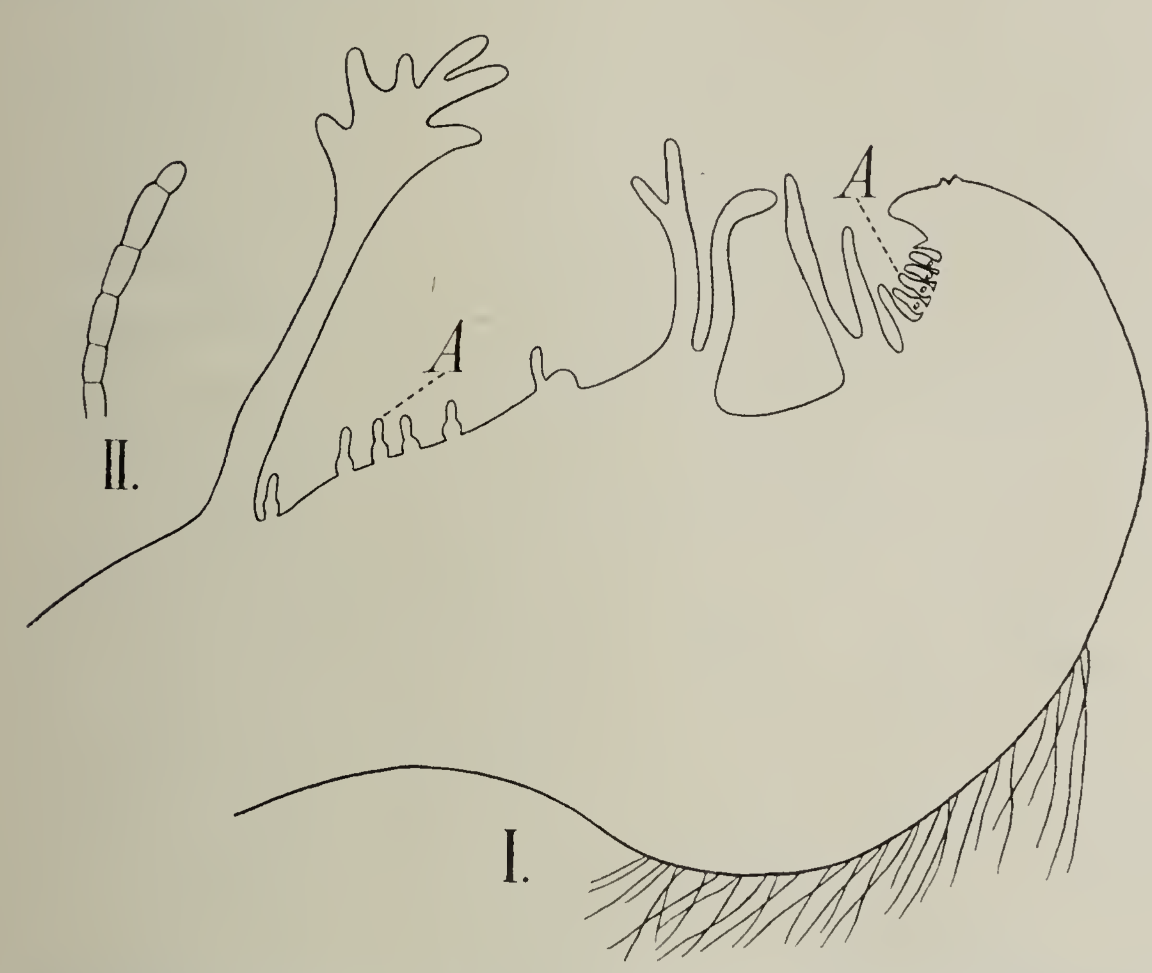


Fig. 142. Moerkia Cockaynii. I. Längsschnitt durch eine weibliche Pflanze, *A* Archegonien. II. Ein „Amphigastrium" der Unterseite.

Eine Diagnose der neuen Art (wie die einiger anderer neuer Formen meiner Sammlung) wird Herr F. Stephani veröffentlichen.

Marchanta foliacea.

Von den in Neuseeland gesammelten Marchantiaceen soll hier nur M. foliacea besprochen sein, weil sich an die Beschreibung des anatomischen Baues dieser Pflanze einige allgemeine Erörterungen knüpfen lassen.

M. foliacea zeigt in ihrem ganzen Thallusbau, daß sie (wenigstens zeitweilig) größerer Trockenheit angepaßt ist, als z. B. March. polymorpha. Dies spricht sich aus:

1. Im Bau der Epidermis; 2. in dem der Atemöffnungen; 3. in der Beschaffenheit des assimilierenden Gewebes; 4. in dem Verhältnis des assimilierenden zum Speichergewebe.

Die Epidermis ist chlorophyllos, ziemlich dickwandig und stellenweise zweischichtig (Fig. 143). Die Atemöffnungen sind ausgezeichnet dadurch, daß sie sehr weit in die Luftkammern hineinragen. Sie bestehen aus 4—6 Stockwerken von Zellen; das unterste bildet die Verschlußzellen, welche die Öffnung wenn vielleicht auch nicht ganz, so doch auf eine oder mehrere enge Spalten verschließen können. Auch wenn die Spalten geöffnet sind, wird die Transpiration keine sehr ergiebige sein, schon das tiefe Hineinragen der Atemöffnung in die Luftkammern wird ein langsameres Entweichen des Wasserdampfs bedingen, und in der Atemöffnung selbst liegt ein windstiller, oben von einem Hautfortsatz etwas verengerter Raum vor, welcher den Wasserdampf gleichfalls nur allmählich entweichen läßt. Es tritt bei diesen Atemöffnungen besonders deutlich hervor, daß sie eigentlich aus zwei Teilen bestehen. Denken wir uns nämlich den Teil der Atemöffnung unterhalb der Linie *a* Fig. 143 weg, so erhalten wir den Typus der Atemöffnungen, welcher bei den Vegetationsorganen der Marchantiacen der verbreitetste ist: den einer einfachen Öffnung, welche etwas über die Thallusoberfläche vorspringt, wodurch das Eindringen von Wassertropfen in die Öffnung erschwert wird. Von hier aus sehen wir (von kleinen anatomischen Differenzen abgesehen) nach zwei Richtungen hin Veränderungen vor sich gehen: entweder es wird der vorspringende

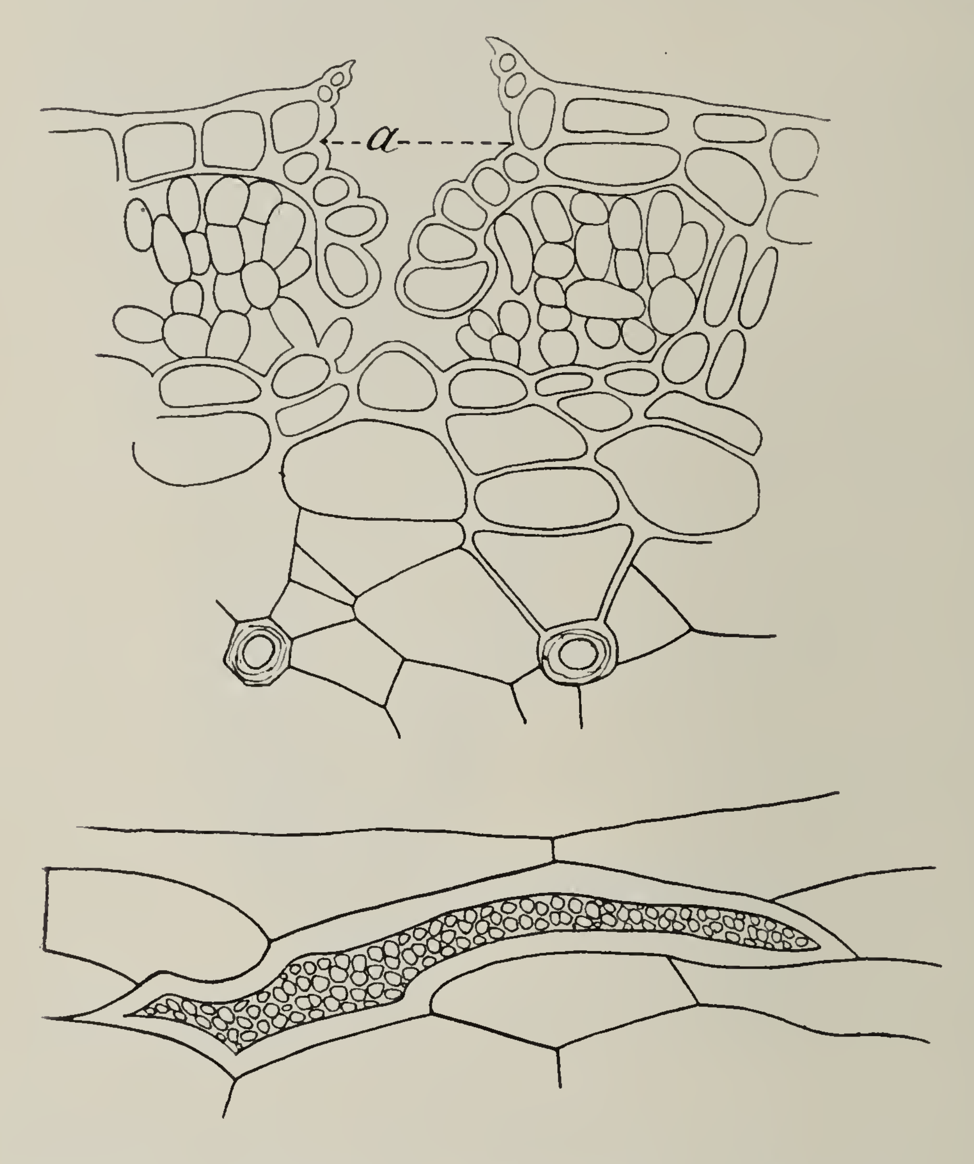


Fig. 143. Marchantia foliacea. Oben Thallusquerschnitt, unten Stück eines Thalluslängsschnittes mit einer Sklerenchymzelle.

Teil als schlotförmige Erhebung emporgerückt — Exormotheca-Typus — oder es kommt noch ein nach unten wachsender Kragen dazu (Marchantiatypus, der bekanntlich auch am Fruchtkopf mancher Arten sich findet, deren Thallus eine einfache Atemöffnung hat).

Die Atemöffnungen des Marchantiatypus stellen nach dem Obigen eine spätere Entwicklung aus dem ursprünglich einfachen Vorgang der Überwölbung der Thallusgruben dar. Wir sehen bei den Keimpflanzen mancher Marchantiaceen, daß ursprünglich eine Oberflächenvergrößerung der assimilierenden Fläche durch Grubenbildung eintritt und an diese sich später die anderen merkwürdigen Vorgänge anschließen, die ihre höchste Ausbildung bei den verschließbaren Atemöffnungen erreichen. Wenn Stephani[1]) Marchantia polymorpha einen „porus quadratus" zuschreibt, den er von dem „porus cruciatus" von Preissia u. a. unterscheidet, so ist dazu zu bemerken, daß eine solche starke Verschiedenheit sich nicht findet, auch M. polymorpha hat einen „porus cruciatus", nur weniger stark ausgeprägt, als Preissia; mit anderen Worten, es gibt nur einen Typus der tonnenförmigen Atemöffnungen, dieser aber ist bei hygrophilen Formen etwas anders ausgebildet als bei mehr xerophilen, wo, wie ich schon vor Jahren hervorhob und später Kamerling bestätigte, die Möglichkeit eines Verschlusses, bezw. einer starken Verengerung der unteren Öffnung besteht.

Leider hatte ich keine Gelegenheit, M. macropora zu untersuchen, deren Atemöffnungen Stephani als vierten Typus von ganz abweichender Form betrachtet. Mir scheint die Abweichung eigentlich nur darin zu bestehen, daß die Zahl der die Atemöffnung umgebenden Zellreihen hier eine viel größere ist als sonst, nach Stephanis Abbildung 15. Auch hier wachsen wie bei M. foliacea u. a. die untersten Zellen der Atemöffnung gegen die Mitte dieser hin vor. Da die Öffnung sehr weit ist, erreichen auch die Auswüchse, wenigstens bei einigen eine verhältnismäßig beträchtliche Größe. Es mag dabei erinnert werden an die Tatsache, daß, wenn Marchantia polymorpha im Wasser untergetaucht wächst, ein Abschluß der Luftkammern[2]) nach außen durch Auswachsen der untersten Zellen zu Papillen, die sich übereinanderlegen, eintritt. Wir sehen daraus, daß die Atemöffnungen „plastisch" sind, d. h. in ihrer Ausbildung durch die Einwirkung äußerer Faktoren abgeändert werden können. M. macropora wächst nach Mitten an „wet banks",

---

1) A. a. O. pag. 157.

2) Soweit diese sich überhaupt ausbilden, vgl. Ruge, Beitr. zur Kenntnis der Vegetationsorgane der Lebermoose, Flora 1893.

es wäre möglich, daß damit (dem oben erwähnten Verhalten von Marchantia entsprechend) das starke Auswachsen der basalen Zellen in Verbindung steht.

M. foliacea ist auch dadurch von Interesse, daß im Thallus in großer Zahl die eigentümlichen Sklerenchymzellen mit braunen Wänden sich vorfinden, welche ich für Preissia vor Jahren beschrieben habe[1]). Die Lebermoossystematik hat davon keine Notiz genommen. Stephani erwähnt die Sklerenchymzellen bei Preissia überhaupt nicht, bei Marchantia erwähnt er „Sklerenchymstränge", die er als mäßig lange geschlossene Gänge mit buchtigen Erweiterungen bezeichnet. Unter einem „Gang" versteht man aber in der Pflanzenanatomie ganz allgemein einen Intercellularraum[2]). Auch handelt es sich nicht um „Stränge", von solchen könnte man doch nur reden, wenn Bündel von Sklerenchymzellen vorhanden wären. Dies ist aber nicht der Fall, die in der Richtung des Thallus längsgestreckten Zellen verlaufen meist einzeln, gelegentlich legen sich zwei mit den Enden aneinander. Ihre Länge ist bei M. foliacea eine ziemlich variable, sie enthalten übrigens trotz der starken Wandverdickung nicht selten Stärke, ihre Hauptfunktion ist aber offenbar, wie schon früher hervorgehoben, eine mechanische.

Auf weitere anatomische Einzelheiten möchte ich hier nicht eingehen, es kam mir nur darauf an, hervorzuheben, daß es bei den Marchantiaceen eigentlich nur zwei Typen von Atemöffnungen gibt, die aber den Standortsverhältnissen entsprechend verschiedene Ausbildung zeigen können, und daß der anatomische Bau dieser Pflanzen für die systematische Charakteristik bis jetzt nicht in ausreichender Weise verwendet wurde. Allerdings wird auch das Auftreten der Sklerenchymzellen im Thallus von äußeren Faktoren beeinflußt werden können. Es ist wahrscheinlich, daß mit diesen Sklerenchymzellen versehene Formen diese, wenn sie an besonders feuchten Standorten wachsen, in geringerem Grade entwickeln, als an trockeneren Standorten. Tatsächlich treten sie, soweit mir bekannt ist, bei speziell hygrophilen Marchantiaceen (z. B. Fegatella) überhaupt nicht auf.

Anthoceroteen.

Eine größere Anzahl von Anthoceroteen wurden sowohl in Australien, als in Neuseeland gesammelt. In Westaustralien fanden sich namentlich

1) Goebel, Zur vergl. Anatomie der Marchantiaceen. Arb. des botan. Instituts zu Würzburg, II, (1880), pag. 529.

2) Deshalb ist es auch nicht richtig, wenn St. weiter von „Schleimgängen„ spricht. Wie ich a. a. O. nachwies, handelt es sich um Schleimzellen. Bei Marchantia habe ich diese stets nur einzeln angetroffen, während sie bei Fegatella in Reihen angeordnet sind.

einige Knöllchen bildende Formen. Indes möchte ich nur über zwei der gesammelten Arten einige Bemerkungen hier anfügen.

Anthoceros giganteus Lehm. et Lindenb.

In den „Natürl. Pflanzenfamilien"[1]) werden die drei Gattungen der Anthoceroteen Notothylas, Anthoceros und Dendroceros dadurch von einander unterschieden, daß die ersteren einen Thallus haben sollen, der auch am Rande mehrzellschichtig sei, ohne scharf gesonderte Mittelrippe, während Dendroceros ein Thallus zugeschrieben wird mit „scharf gegen die einzellschichtigen, krausen Ränder abgesonderter Mittelrippe". Nach dieser Diagnose würde man die in der Überschrift genannte Anthocerosart, welche ich in Neuseeland bei „Arthurs Paß" und „Jacksons" sammelte, zu Dendroceros stellen können, an welche

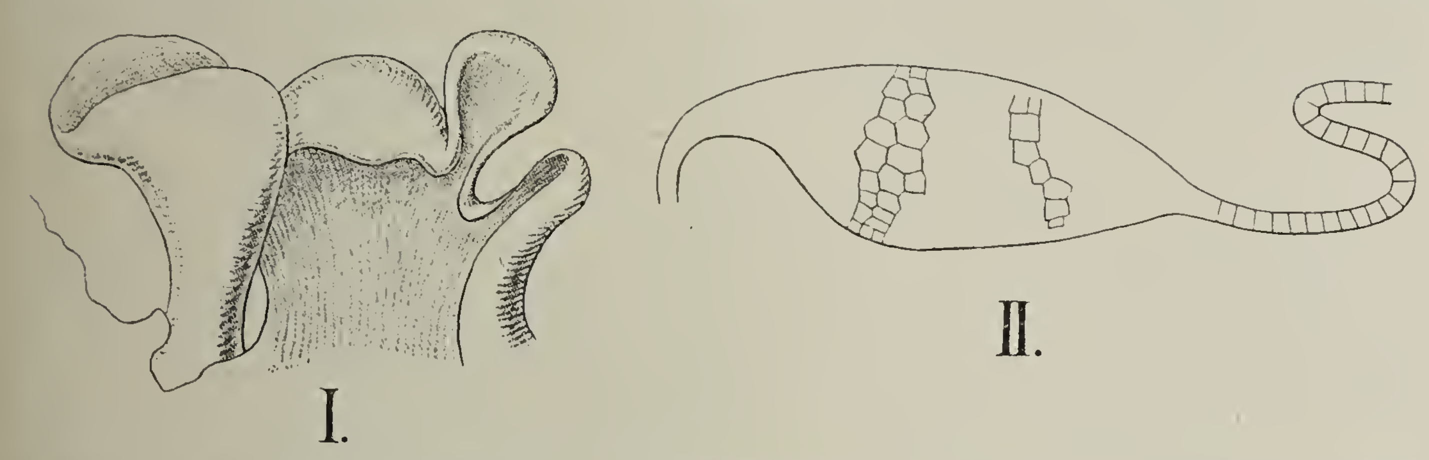


Fig. 143. Anthocenos giganteus. I. Thallusende von unten. II. Thallusquerschnitt.

Gattung auch der Habitus erinnert. Die Pflanze ist nämlich langgestreckt und schmal (z. B. 4 cm lang, 2 mm breit) und besitzt einschichtige, kraus gewellte Thallusränder, von denen der mehrschichtige mittlere Teil des Thallus nicht scharf abgesetzt ist. Letzterer hat keine Schleimräume und zeigt überhaupt eine sehr einfache anatomische Gliederung. Die Zellen der Ober- und der Unterseite sind niedriger als die übrigen. Sie enthalten 2—4 oft noch miteinander zusammenhängende Chlorophyllkörper. Die (später von Nostockolonien bewohnten) Schleimspalten finden sich vorzugsweise an den Seitenteilen der Mittelrippe. Sehr charakteristisch ist, daß der Vegetationspunkt nach unten eingekrümmt ist (Fig. 143, I), eine Erscheinung, welche bei dorsiventralen Sprossen höherer Pflanzen häufig, bei Lebermoosen aber wie es scheint selten ist. Die Verzweigung ist eine (scheinbar) fiederige, doch traf ich selten größere zusammenhängende Sproßsysteme an.

Was die Randbeschaffenheit anbelangt, so ist es klar, daß hier eine der zahlreichen Einrichtungen vorliegt, durch welche Lebermoose in den

1) A. a. O., pag. 139.

Stand gesetzt werden, Wasser festzuhalten. In noch viel höherem Grade als bei dem früher beschriebenen[1]) Anthoceros fimbriatus ist dies bei Anth. giganteus der Fall, der vielfach gefaltete, teilweise die Unterseite des Thallus bedeckende Rand ist mit zahlreichen kapuzenförmigen Hohlräumen versehen, welche Wasser festhalten. Es wird dies dadurch ermöglicht, daß an einzelnen Stellen des Randes ein gesteigertes Wachstum eintritt, ähnlich wie dies bei Dendroceros foliatus geschieht (vgl. a. a. O.), nur daß bei diesem diese Wucherungen noch schärfer abgesetzt sind. Es ist also die Entstehung dieser Gebilde eine andere, als bei Anthoceros fimbriatus, wo die Randkrause aus den zahlreichen, bei der Verzweigung des Thallus entstehenden „Mittellappen" hervorgeht.

Charakteristisch ist, daß dieses Anthoceros in Gesellschaft einer ihm habituell sehr ähnlichen Aneura wuchs, die auch auf der Thallusunterseite ein krauses schwammiges Aussehen hatte, was aber durch dünne, nach unten gebogene Thalluszweige zustande kommt.

Anthoceros arachnoideus[2]). (Fig. 144.)

Auf Baumrinden, aber auch auf dem Boden fand ich in Neuseeland nicht selten einen Anthoceros, der im vorderen Teile seines Thallus durch einen weißlichen Überzug auffällt. Es ist offenbar der A. arachnoideus. Die früher geäußerte Vermutung[3]), daß es sich auch hier um eine Einrichtung zum Wasserfesthalten handle, hat sich durchaus bestätigt, man kann sich leicht davon überzeugen, daß die mit Auswüchsen besetzte Thallusoberseite Wasser festhält. Daß dies namentlich im vorderen Teile des Thallus erfolgt, dürfte damit zusammenhängen, daß dieser betreffs der Wasserversorgung im allgemeinen weniger günstig daran ist, als die älteren Thallusteile, die mit langen und zahlreichen Rhizoiden an der Unterlage befestigt sind.

Die Auswüchse treten in verschiedener Gestalt auf, teils als Lamellen, teils als schmächtigere, nur aus Zellreihen aufgebaute Gebilde. Gemeinsam ist allen, daß sie an den Enden und teilweise an den Seiten hyaline Zellen tragen, die jedenfalls hauptsächlich zur Wasserabsorption bestimmt sind, wie dies auch bei andern Lebermoosen, z. B. Aneuraarten der Fall ist. Das hyaline Aussehen (welches dem Überzug im unbenetzten Zustand eine charakteristische weißliche Färbung gibt), rührt

---

1) Organographie, pag. 281.

2) Bemerkt sei, daß es sich um eine Art handelt, die keine Spaltöffnungen an der Kapsel und breite Verdickungsstreifen in den Elateren hat. Der Thallus besitzt keine Schleimräume.

3) Organographie, pag. 281.

von dem Zurücktreten der Chloroplasten her, sie werden nicht nur relativ, d. h. im Verhältnis zur Zellgröße, sondern absolut kleiner als in den übrigen Zellen, und sind in manchen Zellen gar nicht mehr erkennbar. Dies tritt in Fig. 144 rechts deutlich hervor. Während in den unteren Zellen des Auswuchses ein verhältnismäßig großer Chlorophyllkörper sich findet, sind in den weiter oben liegenden nicht selten zwei, viel kleinere vorhanden. Es ist hier also die assimilierende Funktion der Zellen zurückgetreten gegenüber der wasseraufnehmenden. Zu dieser sind die Zellen besonders geeignet durch ihre bedeutende Größe und dadurch, daß sie vermöge ihrer Anordnung leicht Wasser festhalten können, denn der ganze Auswuchs besitzt, wie auch die Abbildung erkennen läßt, ein schwammiges Gefüge. Auch die Mittellappen, die bei der Thallusverzweigung entstehen, dienen dazu, Wasser festzuhalten, indem sie in einzelne, am Rande mit „hellen“ Zellen besetzte Lappen zerteilt sind.

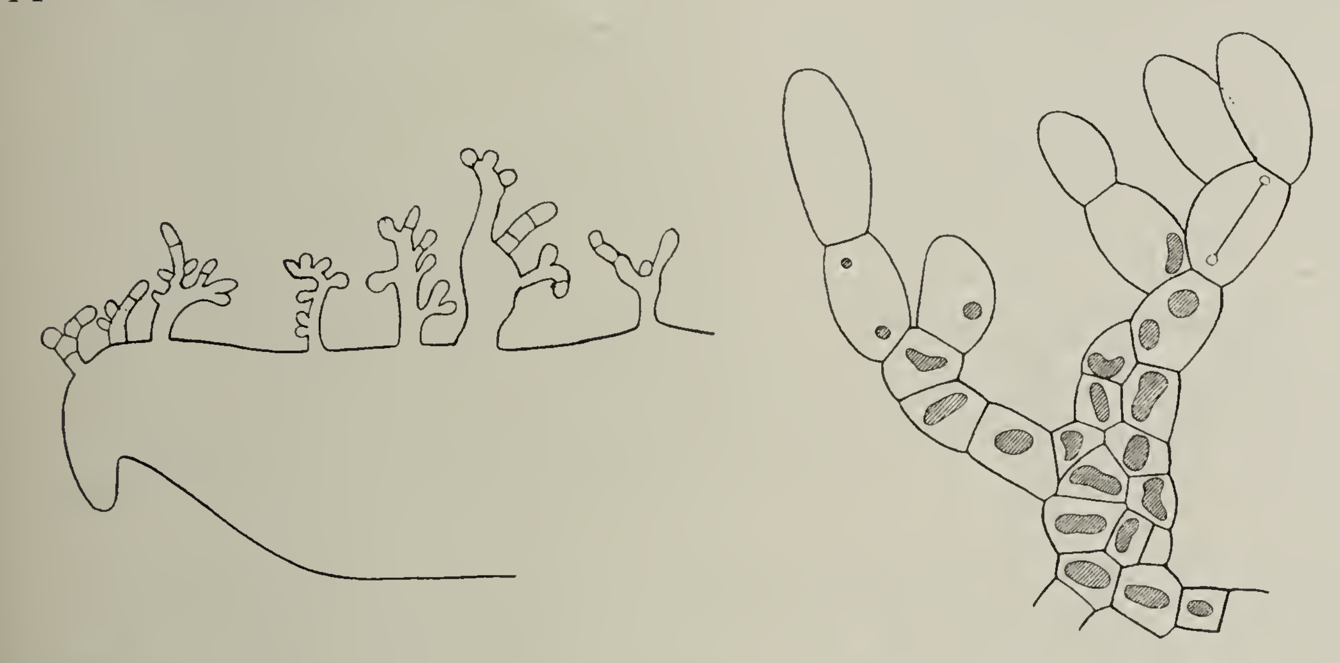


Fig. 144. Anthoceros arachnoideus. Links Thalluslängsschnitt schwach vergrößert, rechts eine der Lamellen stärker vergrößert, die Chlorophyllkörper schraffiert.

Das Vorkommen dorsaler Auswüchse ist ein bei Anthoceros nicht vereinzelt stehendes.

Bei Anthoceros adscendens gibt die Synopsis hepaticarum an „frons . . . . . media epidermide fissa in lacinias exsurgens undulato — crispis variae formae“. Spruce (a. a. O. p. 576) hat einen Anthoceros squamuligerus beschrieben, der sich offenbar ganz ähnlich verhält — alles Beispiele dafür, in wie mannigfacher Weise bei den Lebermoosen — bildlich ausgedrückt — ein und dasselbe Ziel angestrebt wird. Freilich wird im allgemeinen nur Beobachtung an den natürlichen Standorten ein Urteil darüber gestatten, wie die Organbildung mit den äußeren Faktoren in Beziehung steht. Lepidozia spinosissima z. B. ist ein sparrig verzweigtes, kleinblätteriges Lebermoos, welches man nach Herbar-

exemplaren wohl für eine mehr xerophile Form halten würde. Ich fand dies Lebermoos aber an einer feuchten Wand in einer Schlucht (derselben, in welcher Gymnanthe saccata und Balantiopsis wuchsen) in dichten Polstern, die, durch die sparrige Verzweigung der einzelnen Pflanzen gebildet, leicht sich mit Wasser vollsaugen.

Zusammenfassung.

I. Laubmoose.

A. Radiäre.

1. Dawsonia. Dawsonia kann als primitive Form der Polytrichaceenreihe betrachtet werden. Dies spricht sich aus einerseits im Bau der Gamophyten, andererseits in dem der Sporophyten, speziell dem des Peristoms. Der Gamophyt zeigt trotz seiner hohen Entwicklung eine weniger scharfe Arbeitsteilung und Sonderung der Gewebe, als dies bei anderen Polytrichaceen der Fall ist, deren Sproßachse aber wohl überall mit einer der von Dawsonia analogen Struktur beginnt. Die Blattspuren von D. sind anfangs in drei Reihen gestellt, später zeigen sie sich stark „gedreht". Die Hydroiden zeigen da, wo sie in größerer Zahl zusammenliegen, in ihrem Bau Anklänge an den der übrigen Polytrichaceen. Der Sporophyt ist betreffs des Peristoms seit R. Brown unrichtig beschrieben worden. Das Peristom hat offenbar denselben Ursprung wie bei den übrigen Moosen, es besteht aus gegliederten Zellreihen, je zwei derselben hängen unten U-förmig zusammen, was die Übereinstimmung mit dem Polytrichumperistom herstellt. Die Einteilung der Moose in Nematodonten und Arthrodonten würde die Gruppe der Polytrichaceen in zwei Abteilungen trennen, sie ist daher aufzugeben. Die Kapsel ist dorsiventral und steht im reifen Zustand horizontal.

Lyellia schließt sich im Kapselbau (auch was die „Haare" der Calyptra betrifft) an Dawsonia an, die Peristombildung ist hier unterdrückt, der ganze Deckel löst sich ab, bei der Sporenaussaat spielt das Ende der Kapselcolumella eine Rolle. Die Beziehungen des Peristoms der Buxbaumiaceen und Tetraphideen zu denen der Polytrichaceen werden erörtert.

2. Dicnemon und Mesotus. Die Dicnemonaceen bilden eine natürliche Gruppe ausgezeichnet durch Vielzelligkeit ihrer Sporen und eigentümlichen anatomischen Bau der Blätter. Diese zeigen entweder Protonemafäden charakteristischer Struktur auf den Blättern oder „Schleimzellen". In beiden Fällen handelt es sich offenbar um Organe der

Wasseraufnahme, analog den Zellen, welche rechts und links am Blattgrunde sich befinden. Diese Formen sind für abwechselnd nasse und trockene Perioden eingerichtet. Dies zeigt sich auch im Bau des Sporogons, speziell in der Vielzelligkeit der Sporen. Deren Keimung wird beschrieben. Da dabei auch Zwergmännchen beobachtet wurden, so wird deren Auftreten bei anderen Moosen kurz erörtert.

3. Leptostomum. Die Peristomhaut dieser Gattung entspricht einem rudimentären resp. rückgebildeten Mniaceenperistom.

B. Bilaterale und dorsiventrale Formen.

4. Eriopus. Die hier normal eintretende Sporogonbewurzelung wird geschildert und die Blattbildung erörtert.

5. Pterygophyllum (Hookeria). Die Asymmetrie der Blätter hängt hier, wie bei anderen Bryophyten, ab vom Wachstum der Sproßachse. Brutknospenbildung tritt bei neuseeländischen Formen auf den Blättern oft in großer Menge auf. Sie konnte auch hervorgerufen werden bei Pt. lucens, wo sie bisher noch nicht beobachtet war, und die „Initialen" der Blätter für Rhizoideninitialen gehalten wurden. Pt. quadriforium zeigt Rhizoidenbildung an der Vaginula, aber nicht bei allen Arten tritt diese auf.

6. Cyathophorum. Auch hier ist die Blattasymmetrie eine sekundäre Erscheinung. Die Angaben Brizis über Saprohytismus, Parasitismus, Antheridienbildung und Bedeutung der „macule" sind irrtümlich.

7. Mittenia. Die Blätter gelangen durch Verschiebung, ähnlich wie bei Schistostega, annähernd in eine Ebene, die Sprosse verzweigen sich gewöhnlich nur an der Basis.

8. Rhizogonium. Hier gibt es Übergänge von radiären zu zweizeilig beblätterten Formen. Die Verzweigung erfolgt bei Eurhizogonium an der Basis der Stämmchen, die fertilen Sprosse entstehen also nicht, wie angenommen wurde, aus dem „Rhizoidenfilz". Die zweizeilige Stellung ist nicht auf eine Verschiebung zurückzuführen, sondern von Anfang an vorhanden. Rh. Novae Hollandiae hat eine dreischneidige Scheitelzelle, die nur zwei Reihen blattbildender Segmente liefert. Rh. aristatum hat (wenigstens in den beobachteten Fällen) nur zwei Segmentreihen.

9. Orthorrhynchium. Hier liegt wie bei Phyllogonium, Fissidens und einigen anderen Laubmoosen wirklich zweizeilige Beblätterung vor, wobei jedes Blatt als ein kahnförmiger Wasserbehälter ausgebildet ist.

II. Lebermoose.

1. Gottschea. Es wird an einer Anzahl Gottscheaarten die Entwicklung der Blätter, speziell die Flügelbildung geschildert, welche an die von Fissidens, erinnert. Manche Gottscheaarten besitzen eigentümliche vielzellige Rhizoiden. Das Perigon fehlt manchen Gottscheaarten. Dafür bohrt sich der Embryo tief in das Stengelgewebe ein („coelocaules"), welches zuweilen sich auch anatomisch in eigentümlicher Weise verändert.

G. splachnophylla besitzt im Sporogon einen basalen Elaterenträger.

2. Lebermoose mit Paraphyllien. Einer Anzahl von Lebermoosen kommen Paraphyllien zu, welche, namentlich wenn sie auf den fertilen Sproßteilen auftreten, teilweise mißverstanden worden sind. Sie beteiligen sich teils an der Assimilation, teils dienen sie zum Festhalten von Wasser. Besprochen werden: Gottschea Blumei, Marsupidium setulosum, Chandonanthus squarrosus, Polyotus, wo die Paraphyllien namentlich auch auf der Außenseite der hohlen Sprosse, welche Embryonen bergen, auftreten (bei P. magellanicus fehlen sie), sodann Lepicolea.

3. Marsupifere Jungermanniaceen. Diese Bezeichnung hat aus verschiedenen Gründen an die Stelle der bisherigen „geokalycee J." zu treten. Es sind die Marsupien vielfach gar nicht in der Erde. Sie entstehen stets nach der Befruchtung, infolge eines durch die Befruchtung (oder den Embryo) ausgeübten Reizes. Von den Marsupien sind drei Formen zu unterscheiden:

a) Tylimanthus-Typus: der Beutel ist ursprünglich ein solider Gewebekörper, der durch den Embryo ausgehöhlt wird, die entgegenstehende Ansicht der Hepatikologen ist unrichtig. Hierher gehören Tylimanthus, Marsupellopsis und Marsupidium. Besprochen werden auch deren Vegetationsorgane, namentlich die eigentümlichen (seither übersehenen) Amphigastrien von T. saccatus, im Anschluß daran auch die Organbildung der südamerikanischen Anomoclada.

b) Isotachis-Typus: Die „Blüte" wird nach der Befruchtung von einem aus dem Gewebe der Sproßachse entstandenen Ringwall umwachsen, welcher auch Blätter mit emporhebt.

c) Bei den übrigen Formen sind die Blüten wie bei Tylimanthus dorsiventral, es entsteht nach der Befruchtung ein von Anfang an hohles Marsupium. Es fehlt nicht an Mittelbildungen zwischen Typus 1. und 3. Für 3 werden besprochen: Balantiopsis (auch die Blattbildung), Acrobolbus, Lethocolea. Acrobolbus und Letho-

colea sind dadurch merkwürdig, daß die jungen Beutel eine „Wurzelhaube“ haben. die alten (namentlich bei Lethocolea) eigentümliche Wandverdickungen aufweisen. Bemerkenswert ist auch die Keimung von Lethocolea und die Knöllchenbildung. Inulin tritt als Reservestoff vieler derartigen Formen auf. Die Embryonen sind oft ausgezeichnet durch einen (auch bei Tylimanthus vorhandenen) Haustorialkragen, von den Systematikern überflüssigerweise als „Involucellum“ beschrieben.

4. Radula uvifera, merkwürdig durch ihre ganz mit den für R. pycnolejennioides früher vom Verf. beschriebenen übereinstimmenden Heterophyllie.

5. Hymenophytum, die Verschiedenheit zwischen dem Thallusteil, der als „Stiel“ und dem, welcher als Assimilationsorgan entwickelt ist, ist keine stabile, sondern eine labile. Junge Assimilationssprosse können zur Bildung von Rhizoiden und zum Weiterwachsen als „Stiele“ resp. Rhizome veranlaßt werden. Abgeschnittene Assimilationssprosse erzeugen leicht neue Pflanzen, teils durch Weiterentwicklung ruhender ventraler Anlagen, teils durch Neubildungen (welche auch am Rande auftreten können). Ganz ähnliche Thallusformen lassen sich erzielen, wenn man eine Pellia, Preissia, Fegatella usw. erst etiolieren läßt, dann beleuchtet. Der Stiel entsteht bei Hymenophytum nach Ansicht des Verf. durch „autonomes Etiolement.“

Die Bildung der Sexualsprosse ist bei H. flabellatum (Umbraculum) und H. Phyllanthus eine verschiedene, auch im Bau des Sporogons finden sich Verschiedenheiten.

6. Blythia xiphioides, eine Form mit rudimentären Blättern am Thallus zeigt wie andere derartige Formen, daß die „Blätter“ nicht funktionslos sind, sondern als Schutzorgane für den Scheitel dienen.

7. Metzgeria saccata. Die merkwürdigen Wassersäcke sind nicht konstant vorhanden und kommen nicht durch eine Lappung des Thallus zustande, sondern durch eine Einrollung der Thallusränder nach unten und lokal gesteigertes Wachstum einzelner Teile.

8. Treubia ist in Neuseeland nicht selten, es wird speziell die Blattbildung erörtert.

9. Moerkia Cockaynii als neue Art dieser Gattung.

10. Marchantia foliacea zeigt relativ xerophile Struktur und Sklerenchymfasern im Thallus wie Preissia.

11. Anthoceroteen. Erörtert werden die zum Festhalten von Wasser dienenden Auswüchse bei A. arachnoideus und die Gestaltung von A. giganteus, welche einen Übergang zu Dendroceros bildet.

12. Die Lebermoose bieten eines der lehrreichsten Beispiele für das Auftreten von Parallelbildungen dar. Als solche sind zu betrachten:

a) Die Blattbildung in verschiedenen Reihen der „thallosen“ und foliosen Jungermanniacen.

b) Auftreten von Wassersäcken bei Dendroceros foliatus[1], Metzgeria saccata und vielen foliosen Jungermanniaceen.

c) Wasserfesthaltende Thallusauswüchse bei Aneura fuegiensis[2]) und Anthoceros arachnoideus.

d) Geschlossene Wassersäcke mit Klappventil (Colura, Physiotium).

e) Paraphyllien (Trichocolea, Gottschea Blumei, Stephaniella, Marsupidium setulosum und andere oben angeführte Formen.

f) Coelocaulie (Gottschea, Trichocolea, Polyotus u. a.).

g) Marsupienbildung (Tylimanthus, Balantiopsis, Calypogeia, Acrobolbus.

h) Schleimpapillen auf der Fläche der Amphigastrien (Tylimanthus, Anomoclada u. a.).

i) Bildung großer Haustorialkragen (Involucellen) (Gottschea, Tylimanthus, Acrobolbus, Lethocolea u. a.).

k) Elaterenträger in der Kapselbasis (Pellia, Gottschea splachnophylla).

l) Keimung der Sporen innerhalb des Sporogons (Fegatella, Pellia, Dendroceros.

Eine Reihe anderer Beispiele ließen sich noch anführen, so wurde früher auf die Bildung gestielter blattähnlicher Assimilationssproßsysteme bei Hymenophytum, Blyttia- und Symphyogyna-Arten aufmerksam gemacht.

In anderen Verwandtschaftsreihen liegen die Parallelbildungen nicht so klar vor Augen wie bei den Lebermoosen. Manche kühne phylogenetische Spekulationen rücken aus dem Gebiete der Wissenschaft in das der Poesie, wenn man sich der Häufigkeit der Parallelbildungen bewußt bleibt.

München, im Januar 1906.

---

1) Vgl. Goebel, Organographie, pag. 282.

2) A. a. O., Fig. 179.

Über das Prothallium und die Sporenpflanze von Botrychium Lunaria Sw.

Von **H. Bruchmann.**

Hierzu Tafel I und II.

Während von den einheimischen Ophioglossazeen Ophioglossum vulgatum eine reiche ungeschlechtliche Vermehrung durch Adventivsprosse an den Wurzeln besitzt und der Hauptsache nach sich durch diese fortpflanzt, fehlt solche Botrychium Lunaria ganz. Für die Entstehung jedes Sporophyten dieser Art ist somit stets ein Gamophyt vorauszusetzen. An dem Standort jeder sporentragenden Pflanze dieser Art und zwar in der Bodentiefe ihres Rhizoms keimte einmal eine Botrychiumspore und entwickelte das Prothallium, welches dann die uns entgegentretende Pflanze hervorbrachte. Jede Sporenpflanze lehrt somit, daß an ihrem Standorte ihre Sporen im Boden, in welchen sie durch den Regen geführt werden können, auch keimen, und man wird daher an den Standorten der Botrychiumpflanze auch deren Prothallien zu erwarten haben. Leider sind diese Gebilde sehr klein und nur mit der Lupe deutlich erkennbar. Auch sind ihre Keimpflänzchen kein Wegweiser zu ihrem Fundort, denn diese wachsen zuerst mehrere Jahre nur unterirdisch, und wenn sie dann ihr erstes grünes Blättchen an die Erdoberfläche führen, werden sie nicht mehr im Zusammenhange mit dem Prothallium angetroffen.

Irmisch entdeckte 1854 bei Sondershausen in Thüringen zuerst die eigenartigen Keimpflanzen von Botrychium Lunaria und machte Hofmeister auf dieselben aufmerksam, worauf dann beide im Oktober desselben Jahres auch die Prothallien fanden. Doch dürfte, wie aus der sehr unvollkommenen und zum Teil unrichtigen Darstellung dieser Gebilde durch Hofmeister[1]) hervorgeht, das Material wohl nur mangelhaft und nicht ausreichend gewesen sein, und von einer Wiederholung solcher Funde ist bis dahin nichts bekannt geworden.

Im Juli 1893 war Campbell[2]) „so glücklich“, in Grosse Ile Michigan von B. virginianum eine Anzahl alter Prothallien zu finden,

1) Hofmeister, Abh. d. k. sächs. Ges. d. Wiss. 1857, Bd. V, pag. 657—662.
2) Campbell, Moses and Ferns, London 1895, pag. 224—228.

die sämtlich in Verbindung mit der jungen Sporenpflanze angetroffen wurden. Sie waren aber für das Studium dieses Gamophyten ungeeignet. Jeffrey[1]) dagegen fand in den Jahren 1895—97 an verschiedenen Orten Canadas (in Nordamerika) denselben Gamophyten in großer Anzahl und in allen Stufen der Entwicklung. Die Anwesenheit dieser Gebilde verrieten die grünlichgelben Keimblätter der Sporenpflanze dieser Art, und da diese großen Prothallien auch in reicher Menge bei einander zu finden waren, so konnten durch bloßes Durchsieben des Bodens reiche Ernten erzielt werden. Neuerdings macht noch Lyon[2]) bekannt, daß er im Frühjahr 1903 Prothallien von B. obliquum Muhl.; Willd. in beträchtlicher Zahl in der Nähe d. Echo in Minnesota gesammelt habe. Auch die von B. virginianum sind von ihm aufs neue an zwei Stellen gefunden worden. Die ausführliche Publikation hierüber steht bevor.

Meine Prothallienfunde von B. Lunaria machte ich an verschiedenen Stellen Deutschlands und der Schweiz. Von Sondershausen, wo Hofmeister im Verein mit Irmisch diese Körper zuerst fand, erhielt ich auf meine Anfrage nach dem Vorkommen dieser Sporenpflanze die Nachricht, daß sie dort in den letzten zehn Jahren nicht mehr gefunden sei. In der Schweiz auf den Wiesen von St. Moritz und Arosa ermittelte ich trotz fleißigen Suchens in den Sommern 1903—05 nur einzelne Prothallien und Keimpflanzen und zwar auffallend tief, 8—10 cm unter der Erdoberfläche. Die beste Ausbeute brachte mir eine Waldwiese bei Ohrdruf in Thüringen und ein gleicher Ort am Bocksberg bei Gotha, wo ich eine neue, sehr reiche Ansiedlung dieser Sporenpflanze fand.

Die Prothallien von B. Lunaria fanden sich in dem sandigen Boden der Thüringer Waldwiesen in nur geringer Tiefe, etwa 1 bis 3 cm unter der Erdoberfläche, in dem Wurzelgeflecht der Wiesenpflanzen vor. Sie traten mir nicht selten zu mehreren, einmal zu zehn bei einander entgegen und können in diesem im Sommer meist trockenen Erdreich einer anhaltenden Dürre, wie sie z. B. die Sommer 1903 und 04 uns brachten, erfolgreich widerstehen, denn nach den ersten Regentagen solcher Perioden fand ich sie unbeschädigt vor. In dem nassen, durch die Feuchtigkeit dunkel erscheinenden Erdreich treten die Prothallien wie auch die kleinen Keimpflanzen deutlicher hervor und können weniger leicht übersehen werden.

---

1) Jeffrey, The Gametophyte of Botrychium virginianum 1898.

2) Lyon, The Pteridophytes of Minnesota XX. 1903, p. 249.

I. Der Gamophyt.

Hofmeister bringt nur wenig Angaben über das Prothallium. Er stellt es als eine eiförmige Masse festen Zellgewebes von etwa $^1/_2$ Linie größtem Durchmesser dar. Außen sei es lichtbraun, innen gelblichweiß von Farbe und mit spärlichen, mäßig langen Wurzelhaaren allseitig besetzt. Seine Zellen, deren Größe vom Mittelpunkte nach der Peripherie hin abnehme, seien mit größeren und kleineren Klumpen eines halbdurchsichtigen Stoffes vollgestopft. Das Prothallium trage auf der nach oben gekehrten Seite Antheridien, die Höhlungen in seiner Masse darstellen, und auf der entgegengesetzten Seite Archegonien, welche Organe dem Prothallium vollständig eingesenkt seien. Künstlich ausgesäte Sporen keimten nicht.

Nach meinen Prothalliumfunden erscheinen mir unsere Gamophyten auch als kleine eiförmige, aber auch als herzförmige, meist etwas zusammengedrückte (also im Querschnitt elliptische) Zellkörper, weißlich oder schwach hellbraun von Farbe, von etwa 1 bis 2 mm Länge und $^1/_2$ bis 1 mm Breite, die herzförmigen mit noch größeren Ausdehnungen, alle mit langen Rhizoïden allseitig mäßig besetzt.

Ich habe versucht, auch diese sechste Art meiner Prothallienfunde, wie die fünf vorher bekanntgegebenen, zuerst in natürlicher Größe erkennbar darzustellen, dieses gelang hier nur, indem ich diese kleinen Gebilde mit ihrer Fundstelle zugleich zeichnete (Fig. 1). Auch ihre Darstellungen in dreifacher Vergrößerung (Fig. 2—6) lassen ihre äußere Gestaltung nicht erkennen, jedoch für die kleinen braunen Keimpflanzen (Fig. 7—16) dürfte sie schon genügen. Während das Prothallium von B. virginianum zu den größten aller bis jetzt bekannten Gamophyten gehört und bis 20 mm Länge und 15 mm Breite erreicht, ist es bei B. Lunaria auffallend klein, es gleicht jenem aber in der Form, und wahrscheinlich werden alle Arten dieser Gattung die gleiche Gestaltung besitzen, die zu erkennen uns für unsere Art erst durch eine 16fache Vergrößerung möglich wird (Fig. 17—25). Die kleineren Gamophyten sind meist kugelig oder eiförmig (Fig. 17, 19 u. 20), die größeren herzförmigen (Fig. 18, 24 u. 25) erreichen in solcher Form die doppelte Ausdehnung der einfachen. Ihre langen, oft den Durchmesser übertreffenden Wurzelhaare sind am Grunde stets braun gefärbt und geben dem Gamophyten seinen lichtbraunen Anflug, der im Herbste mehr als im Frühjahre dem Beschauer entgegentritt. Außer den langen, an älteren Körperteilen meist abgestorbenen Rhizoiden finden sich auf dem Rücken auch einzelne kleine einzellige oder mehrzellige derartige Gebilde, die Paraphysen, vor. Die Prothallien sind stets monözisch. Auf

ihrer der Erdoberfläche zugekehrten Seite tragen sie sowohl Antheridien als auch Archegonien, entgegen den Angaben Hofmeisters[1]), der letztere Gebilde auf der Unterseite gefunden haben will. Auf dem hinteren Körperteile fehlen die Geschlechtsorgane ganz. Die Antheridien treten auf der mittleren Partie des Rückens in einer unregelmäßig angeordneten Reihe meist zu mehreren bei einander auf und führen mit ihren jüngeren Formen auf die vordere noch wachsende Prothalliumregion (Fig. 27*s*). Ihre ältesten Formen am hinteren Teil des Gamophyten sind entleert und flach; sie können bei größeren Formen zu einem Kamme hervortreiben, in welchem sie zu zweien und auch zu dreien nebeneinander ausgebildet werden.

Zu beiden Seiten des antheridialen Rückens treten die Archegonien meist im lockeren unregelmäßig gestellten Zweizuge auf (Fig. 27*ar*). Ihre Achsen sind nach den Seiten schief aufwärts gerichtet, und schon nahe am fortwachsenden Prothalliumteile blühen sie und finden Befruchtung, während die Antheridien erst weiter zurück reifen und entleerte Höhlungen aufweisen.

Fast jeder Gamophyt unserer Art bringt einen, zuweilen auch zwei Sporophyten zur Entwicklung, die anfangs als geringe Hervorwölbungen nahe dem fortwachsenden Prothalliumteile erkennbar werden (Fig. 19, 20 u. 27*em*), darauf aber mit der ersten Wurzel aus dem Inneren hervorbrechen (Fig. 21—25) und seitwärts fortwachsen, ohne daß die Ausbildung eines Stammscheitels nebst Kotyledon bemerkbar wird. Auch Keimpflanzen mit zwei Wurzeln traf ich seltener noch mit dem Mutterprothallium im Zusammenhange an. Vielfach findet man schon einwurzelige, dann aber mehrwurzelige Keimpflanzen frei im Boden vor (Fig. 6—16), und wenn deren erstes grünes Blatt über die Erdoberfläche tritt, besitzen auch sie, wie die Keimpflanze von Ophioglossum vulgatum, eine größere Anzahl (bis zehn) Wurzeln und dürften dann fast soviel Jahre als Wurzeln zählen.

Auch bei unserem Gamophyten kann man beobachten, wie ich es für den von O. vulgatum zeigte, daß aus dem Erdreich seiner Umgebung einzelne dunkelbraune verzweigte Pilzfäden an ihn herantreten, an seiner Oberfläche fortkriechen und Zweige in sein Inneres abgeben, aber auch durch die Rhizoide ihren Eingang nehmen (Fig. 27*h*).

So zeigt sich schon die äußere Gestalt unseres Prothalliums im Vergleiche mit dem von B. virginianum nur als eine kleine Form desselben, des Typus Botrychium, als ein dorsiventrales, elliptisches, auch

1) S. 658.

herzförmiges Knöllchen, die Geschlechtsorgane auf der Oberseite tragend, welches den stielrunden Formen des Ophioglossum- und Helminthostachys-Typus mit radiärem Aufbau ihres Körpers gegenüber steht.

Den Bau unseres Gamophyten sollen uns zunächst die Figuren 28—31 darlegen, welche zeigen, daß sein ei- oder herzförmiger Körper von seinem ältesten hinteren Teile, dem Sporenpol, bis zu seiner meristematischen Region, dem Scheitelpol, aus lückenlos aneinandergrenzenden parenchymatischen Zellen besteht.

Von dem Prothallium-Anfang des B. virginianum gibt uns Jeffrey keine Auskunft. Die Entwicklungsgeschichte des Gamophyten wird uns darüber am besten unterrichten. Diese aber zu liefern will nicht gelingen. Ich erzielte zwar die ersten Entwicklungsstadien der Sporenkeimung unserer Art, welche zunächst Campbells Angaben[1]) von B. virginianum bestätigen. Da ich noch weitere Entwicklungszustände erhoffe, so will ich die Bekanntgebung hierüber zunächst noch hinausschieben.

Wir haben bei der Ausbildung der Farnprothallien sowie bei den Moosen nach Lampa und Jakowatz[2]) zwei Entwicklungsstadien zu unterscheiden, nämlich das fadenförmige Anfangs- oder Protonemastadium mit begrenztem Wachstum, an welchem dann als seitliche Anlage das eigentliche Prothallium entsteht. Wir haben also zunächst nach dem Protonemastadium zu fragen. Ein vollständiger Gamophyt unserer Art zeigt an seinem Sporenpol nur eine einzelne Zelle, an der wie an einem Stielchenrudiment das Prothallium haftet (Fig. 27 u. 28 *a*). Dieser in einer Zelle zugespitzte hintere Abschluß des Prothalliums findet sich selten in dessen Median vor, sondern ist meist seitlich verschoben, aber fast immer erhalten. Diese in Fig. 27 u. 28 mit *a* bezeichnete älteste Zelle vertritt das Protonemastadium, das hier in so rudimentärer Form vorkommt, daß sogar in dieser Zelle selbst die Anlage des ersten Rhizoids fehlt, dessen rudimentäre Form in Gestalt einer kleinen linsenförmigen Zelle uns Belajeff[3]) an der Basis der männlichen Prothallien der Wasserfarne kennen lehrte.

Der an die erste Zelle des Prothalliums zunächst anschließende Körperteil besitzt keine Geschlechtsorgane. Sein Inneres besteht aus

---

1) Campbell, pag. 224.

2) Lampa, Über die Entw. einiger Farnprothallien u. Jakowatz, Vergleichende Unters. über Farnproth. (Sitzungsberichte d. Akad. d. Wiss., Wien 1901, pag. 95 u. 479.)

3) Belajeff, Über die männlichen Prothallien der Wasserfarne, Bot. Zeit., I. Abt., 1898.

polyedrischen Zellen, die nach der Peripherie hin flacher erscheinen und mit einer Verdickung der äußeren Zellwände abschließen. Seine Zellen sind von einem Pilze bewohnt, der anfangs auch die äußeren Zellen befallen hat, dann, weiter vom hinteren Ende entfernt, diese freiläßt. Somit erscheint der erste Körperteil des Prothalliums radiär gebaut und erhält erst von da ab ein dorsiventrales Gepräge, wo auf seiner Oberfläche die Geschlechtsorgane auftreten.

In diesem Teile finden sich die großen polygonalen, mit Pilzklumpen vollgestopften Zellen in der Mitte und der Bauchpartie des Prothalliums vor, während die den Geschlechtsorganen benachbarten und sie umgebenden Zellen kleiner, auch gestreckter und arm an Inhalt sind (Fig. 28, 29 u. 30). Die äußeren Zellen haben auch hier abgeflachte Form, sie erscheinen inhaltsarm, pilzfrei und schließen nach außen mit verdickten Zellwänden ab. Diese sind aber farblos und nicht lichtbraun, wie Hofmeister angibt. Braun gefärbt sind hier lediglich die basalen Wandteile der Wurzelhaare, mit welchen unser Gamophyt allseitig, wenn auch nicht reich besetzt ist (Fig. 27). Diese Rhizoide entstehen an der wachsenden Region, an der einzelne Zellen der Oberfläche sich über diese ausstülpen und diese Hervortreibung periklin durch eine Wand abteilen (Fig. 28 u. 29), worauf das einzellige Haar durch gutes Spitzenwachstum für seine Aufgabe ergiebig verlängert wird. Seine nach dem Prothalliumkörper abgrenzende Wand sowie sein basaler zylindrischer Wandteil färben sich frühzeitig braun, und letzterer verdickt sich so stark wie die äußeren Zellwände. Nach hinten zu findet man sie abgestorben vor, und der Endophyt nimmt durch sie gern Eintritt in das Prothallium (Fig. 28 *h*). Neben diesen langen einzelligen Rhizoiden entstehen auf der Oberseite während der Entwicklung der Geschlechtsorgane noch vereinzelt kurze einzellige, auch durch quere Wände in mehrere Zellen geteilte Paraphysen (Fig. 28, 29 u. 30 *p*). Sie sind enger und dünnwandiger wie die langen einzelligen Rhizoide, aber auch an ihrer Basis braun.

Der mediane Längsschnitt der Figur 28 durch eine jüngere Prothalliumform führt von der äußersten Zelle des Sporenpols ausgehend die mediane Rückenlinie aufsteigend über den radiär gebauten hinteren Teil des Gamophyten an das älteste Antheridium und von da ab auf seinen dorsiventralen Teil, nämlich über eine in verschiedenen Entwicklungsstufen anzutreffende Antheridienreihe und über das jüngste Antheridium abwärts auf die vordere wachsende Region, den Scheitelpol (Fig. 27 u. 28 *s*). Dieses Scheitelmeristem, welches das Wachstum des Gamophyten einleitet, ist von geringer Ausdehnung und findet sich

bei jungen Individuen nach vorn gerichtet und vertieft gelegt vor. Bei dem Vordringen des Prothalliums in das Erdreich wird es geschützt einmal durch die vorwachsenden jüngsten Antheridien der Rückenseite und ferner durch die sich vorschiebenden nächsten Zellelemente der Seiten- und Bauchpartie (Fig. 28 *s*). Bei alten Prothallienformen erscheint das Meristem vorn mehr nach oben gerichtet (Fig. 29 *m*). Durch ein energisches Wachsen der jüngsten, namentlich nach der Bauchseite hin abgeteilten Zellelemente, welche keilförmig gegen das Erdreich vorschieben, werden hier die empfindlichen Meristemelemente vor Druck des Erdreichs bewahrt.

Das Meristem zeigt im Schnitte zartwandige engere prismatische Zellen, die mit ihrer längsten Ausdehnung senkrecht zur äußeren Fläche gerichtet und durch besondere Ausrüstung mit Baustoffen kenntlich sind (Fig. 28 *s* u. 29 *m*). Ihre geringe Zahl ist leicht zu übersehen und zu durchmustern. Keine dieser Zellen aber läßt sich als eine nach dem Inneren hin zugespitzte Scheitelzelle erkennen. Auch die Scheitelansicht des Prothalliums von oben aufgenommen (Fig. 31 *m*) zeigt keine durch Form und Teilungsweise gekennzeichnete Scheitelzelle. Wir haben hier also ein Wachstum mit prismatischen Initialen, von welchen eine oder auch mehrere, die gerade das Wachstumszentrum einnehmen, durch anti- und perikline Teilungen die Bauelemente für das Äußere und Innere des Gamophyten erzeugen. Diese Teilungen dürften am Anfang der Vegetationsperiode etwas rege, sonst nur langsam erfolgen. Die Scheitelaufnahme der Fig. 31 läßt wenig, kaum mehr als sechs Zellen des embryonalen Gewebes mit dichterem Inhalt als zum Meristeme gehörig erkennen.

Bei Botrychium virginianum hält Jeffrey das Wachstum des Prothalliums zwar durch eine Scheitelzelle für wahrscheinlich und bildet auch eine solche ab, doch war er nicht imstande, ihre horizontale Gestaltung zu finden und zu beschreiben; mithin dürfte bei dem Prothallium von B. virginianum die Wachstumsweise noch nicht endgültig richtig erkannt sein.

Die Wurzelhaare entstehen am fortwachsenden Ende des Prothalliums aus einzelnen peripherischen Zellen immer aufs neue in akropetaler Folge (Fig. 31 *rhi*). Aus einer solchen Zelle, die ein Wurzelhaar erzeugt, stülpt sich die Mitte der Außenwand hervor, und diese Ausstülpung trennt sich meist durch eine, seltener durch zwei Querwände von der Mutterzelle ab, nimmt durch ein fortdauerndes Spitzenwachstum immer größere Länge und schlauchförmige Gestalt an. Die das Rhizoid von der Epidermiszelle abgrenzende Wand wird frühzeitig braun gefärbt,

auch die Basis der zylindrischen Wand erhält diese Farbe, dazu verdickte Membran. Nur an dem jugendlichen Teile des Prothalliums sind die Rhizoide funktionsfähig und für das trockene Substrat sehr wichtig. Sicher vermögen sie nicht nur für das Wasserbedürfnis, sondern auch für die vollständige Ernährung zu sorgen. Jedenfalls vermögen diese Rhizoïde die Humusbestandteile des Bodens aufzulösen, aufzusaugen und so die Ernährung zu vermitteln. Der braune Farbstoff macht sicher den basalen Teil des Rhizoids korkartig, so daß zwar die Imbibitionsfähigkeit vermindert, dafür aber die Diffusion des einmal aufgenommenen Wassers in der heißen Zeit erschwert wird. Auch die äußeren Wände zerstörter Zellen werden, wie auch beim Prothallium von Ophioglossum vulgatum, zum Schutze verkorkt. Weiter zurück auf dem mittleren und hinteren Teile unseres Gamophyten scheinen die Wurzelhaare funktionslos zu sein, der von ihnen bedeckte Körperteil ist fertig gebildet, und in seinen Zellen sind Reservestoffe aufgespeichert.

Nur die meristematischen Zellen und die ihnen angrenzenden inneren Zellen, sowie die den Geschlechtsorganen angrenzenden Zellen besitzen neben den plasmatischen Stoffen auch Stärke. Dem großen Teile des Prothalliums aber, in welchem der endophytische Pilz Herberge gefunden hat, fehlt sie. Dafür ist derselbe reich an Öl, welches in großen Mengen in den Ausstülpungen des Mycels des endophytischen Pilzes eingeschlossen wird und sich durch Osmiumsäure schwarz färbt. Aber auch Eiweißstoffe fehlen nicht.

Die größeren und kleineren Klumpen eines halbdurchsichtigen Körpers, mit denen die Zellen unseres Gamophyten vollgestopft erscheinen und die durch Jod nicht gebläut werden, hat Hofmeister[1]) nicht übersehen, nur wußte er sie nicht als die Gebilde eines endophytischen Pilzes zu deuten.

Dieser Endophyt ist in jedem Prothallium gegenwärtig. Er bewohnt das ganze Innere des radiär gebauten älteren Teiles und nimmt hier auch am hinteren Ende anfangs von den peripherischen Zellen Besitz, bleibt dann aber im weiteren den Oberflächenschichten fern (Fig. 28 *en*). In dem dorsiventralen Teile befällt er nicht das Rückenzellgewebe, also nicht die Zellen der Geschlechtsorgane und deren Umgebung (Fig. 28 u. 30). Er beschränkt sich hier auf die mittleren und unteren Zellpartien und dringt von hier bis nahe an das Meristem vor (Fig. 28 u. 29). Ihren Eintritt nehmen die braunen Hyphen des Endophyten vornehmlich durch ältere Wurzelhaare, doch vermögen sie

1) Hofmeister pag. 658

auch durch die kutikularisierte Oberflächenschicht des Gamophyten direkten Eingang zu finden (Fig. 28*h*). Die braune Hyphe entartet nach ihrem Eintritte in das Prothallium und füllt die Zellen mit ihren Knäueln und größeren oder kleineren sackartigen Hyphenerweiterungen an, ohne den Zellkern zu töten (Fig. 32). Die Stärke schwindet aus dem Inhalte der befallenen Zellen, aber in den darin befindlichen Pilzhyphen werden namentlich Öl und auch Eiweiß als gute Reservestoffe für eine Entwicklung des Embryos aufgespeichert. So zeigt der endophytische Pilz unseres Gamophyten nach Verteilung und Struktur die gleichen Eigenschaften wie der Endophyt von B. virginianum. Mit dem gleichen Pilz dürften aber auch die Prothallien von Ophioglossum vulgatum und die der übrigen Ophioglossazeen in Symbiose leben.

Der physiologische Nutzen des Zusammenlebens von Prothallium und Pilz scheint mir auch hier nicht darin zu bestehen, daß die wenigen und unscheinbaren Pilzfäden, welche aus dem Substrat des Gamophyten in ihn einmünden, belanglose Humusstoffe ihm zuführen, sondern nur darin, daß die von den funktionsfähigen Rhizoiden der wachsenden Scheitelpartie aufgelösten und herbeigeführten Baustoffe mittelst des Stoffwechsels des Endophyten in haltbare Reservestoffe umgewandelt und aufgespeichert werden, von denen namentlich die auffallend große Ölmenge dem Prothallium die Fähigkeit verleiht, in dem sandigen Boden auch während der Sommerhitze und der Winterkälte vor Austrocknung bewahrt zu bleiben.

Die Sexualorgane unseres Prothalliums sind von Hofmeister selbst in ihrer Stellung nicht genügend erkannt. Auch bleibt er jede nähere Angabe über ihren Bau schuldig und hat ihre Entwicklungsgeschichte nicht festgestellt. Durch Jeffrey aber haben wir diese Organe von B. virginianum in Wort und Bild zuerst ausführlich kennen gelernt, und man kann schon im voraus erwarten, daß dieselben auch mit denen unseres Gamophyten übereinstimmen werden.

Auch hier entstehen sie in akropetaler Folge am Scheitelmeristem auf der Oberseite des Prothalliums (Fig. 27 u. 31).

Die Antheridien, welche die Mitte der Rückenseite einnehmen, beginnen ihre Entwicklung am Meristem schon unmittelbar hinter den Scheitelinitialen in der für alle Ophioglossazeen[1]) festgestellten Weise aus einer Oberflächenzelle (Fig. 29*an*), die sich durch ein größeres

1) Jeffrey, pag. 13, ferner: Lang, On the Prothalli of Ophioglossum pendulum and Helminthostachys zeylanica. Annals of botany 1902, Bd. XVI, No. 61, und Bruchmann, Über das Prothallium und die Keimpflanze von Ophioglossum vulgatum L. Bot. Zeit. 1904.

Volumen, dichteres Plasma und größeren Zellkern von den benachbarten Zellen unterscheidet und zuerst durch eine quere Wand teilt. Aus der inneren Zelle entwickelt sich durch wiederholte Teilungen die große Anzahl von Spermatozoidenmutterzellen. Mit dem Alter nehmen die Antheridien an Größe zu und treiben meist den Rücken des Prothalliums auf (Fig. 28 u. 30*an*).

Die Deckzelle, welche durch die starke Vermehrung der unter ihr liegenden Zellen veranlaßt wird sich zu dehnen und zu teilen, gibt der Deckschicht den Ursprung. Sie läßt, von oben gesehen, ihre Teilungen mit senkrecht zu einander gerichteten Wänden ausführen (Fig. 31*an*), und solche Teilungen bringen nicht immer eine, sondern, was hier besonders hervorzuheben, zwei, auch drei Öffnungszellen (Fig. 28 u. 33). Die Deckschicht des Antheridiums wird bis auf die Öffnungszelle zu einem doppelschichtigen Zellager ausgebaut. Bei den Öffnungszellen, als den bei der Ausweitung jüngsten Teilungszellen, dürfte eine Querteilung vielleicht in allen Fällen ausbleiben. Die Antheridien, die meist zu zweien, seltener zu dreien dicht bei einander entstehen können, reifen nur langsam und entleeren sich erst in größerer Entfernung vom Scheitel des Prothalliums (Fig. 28), so daß zu vermuten ist, die in einer Vegetationsperiode entstandenen Organe dieser Art gelangen erst in der nächsten oder übernächsten zur Reife, wenn also die gleichalterigen Archegonien längst verblüht sind oder schon einen Embryo einschließen. So zeigt Fig. 30 einen Querschnitt durch gleichalterige Prothalliumteile, die neben noch unreifen Antheridien schon verblühte Archegonien und einen mehrzelligen Embryo aufweisen. Die reifen Antheridien leeren sich in derselben Weise, wie ich es für Ophioglossum vulgatum feststellte[1]). Die Wandzellen sind auch hier durch ihre Quellbarkeit beteiligt, und die entleerten Antheridien zeigen auch hier hervorgewölbte gebräunte Innenwände (Fig. 28), was leider Jeffrey für das Prothallium von B. virginianum nicht hervorhebt.

Die Spermatozoiden haben die bei den Farnen gewöhnliche Gestalt. Sie sind aber hier um etwa die Hälfte kleiner als die von Ophioglossum vulgatum (Fig. 34).

Die Archegonien entstehen in akropetaler Folge am Scheitel des Prothalliums zu beiden Seiten des Antheridienrückens (Fig. 31*ar*). Sie entwickeln sich schnell, erlangen noch in derselben Vegetationsperiode Geschlechtsreife und verblühen, bevor noch die gleichalterigen Antheridien vollständig entwickelt sind. Ihre Entwicklung stimmt mit

---

1) Bruchmann, Bot. Zeit. 1904.

denen der anderen Ophioglossumarten überein. Sie unterscheidet sich nicht von meiner Darlegung des Archegoniums von O. vulgatum. Auch hier finde ich nicht, daß eine Bauchkanalzelle abgegliedert wird, die aber Jeffrey bei B. virginianum deutlich gebildet vorfand. Daß die Archegonien dem Prothallium nicht vollständig eingesenkt erscheinen, wie Hofmeister angibt, soll uns die Abbildung eines ausgebildeten Archegoniums kurz vor seiner Öffnung zeigen, welches mit seiner oberen Halspartie über die Prothalliumoberfläche hervorragt: die abgestorbenen Archegonien verengen ihren Kanal und verkorken in ihm die äußeren Zellwände.

So erscheint denn unser Gamophyt sowohl nach seiner äußeren wie auch nach seiner inneren Gestalt als ein guter Repräsentant des Botrychium-Typus, der keineswegs mit dem Prothallium von B. virginianum in Gegensatz gestellt werden kann. Wir haben also einen dicken Strich durch Hofmeisters Darstellung desselben auf Tafel XII zu machen, so durch die in viele Lehrbücher aufgenommene Fig. 1, den medianen Längsschnitt, der neben Antheridien auch ein Archegonium auf der Oberseite zeigt, dann ferner auch durch den von Fig. 6 *b*, welche ein Prothallium mit Antheridien auf der Oberseite und Archegonien auf der Bauchseite darstellt u. a. m. Bedauerlich ist nur, daß solche Nachprüfung der Hofmeisterschen Darstellung nicht schon längst geschehen und daß auch ferner die Entwicklungsgeschichte dieses Prothalliums noch nicht erforscht werden konnte.

2. Der Sporophyt.

a) Von der älteren Pflanze.

Die Keimpflanze zeigt hier, wie auch bei Ophioglossum vulgatum, anfangs ein mehrjähriges, nur unterirdisches Wachstum, bei welchem sie zwar kräftige Wurzeln erzeugt, aber in der Entwicklung ihres Sproßteiles auffallend zurückhält und nur eine Reihe unvollkommener Blätter, nach Hofmeister „niederblattartige Wedel“ hervorbringt. Einen klaren Einblick in diese ersten Entwicklungen können uns nur die Studien der Sproßteile der älteren Pflanze bringen.

Die Gipfelknospe der Ophioglossazeen mit den eigenartigen Blattorganen, die ihresgleichen nicht weiter in der Farnwelt haben, wird immer aufs neue ein anziehendes Objekt des Studiums abgeben. Um ihre Klarlegung haben sich schon eine Reihe Forscher bemüht, so z. B. Al. Braun, Roeper, Hofmeister und namentlich Holle[1]). Uns soll

1) Holle, Über Bau und Entwicklung der Vegetationsorgane der Ophioglossazeen. Bot. Zeit. 1875, pag. 241 u. f., wo auch die Literatur einzusehen.

hier nur die Gipfelknospe von B. Lunaria wegen unseres Interesses für ihre Keimpflanze beschäftigen.

Eine am Ende ihrer Vegetationsperiode (im Juli) ausgegrabene ältere Pflanze unseres Zwergfarns mit ihrem kurzen, aufrechten Rhizom und den von diesem wagrecht ausstrahlenden starken braunen, auch öfter verzweigten Wurzeln mißt mit ihrem einzigen oberirdischen Doppelblatt kaum ein Spanne, und doch hatte das Blatt zu seiner Ausbildung, wie bekannt, 5 Jahre nötig, wovon es 4 Jahre unter dem Boden zubrachte. Dieses ausgebildete Blatt gliedert sich in die beiden gefiederten Teile der einander zugekehrten fertilen und sterilen Lamina, dem Stiele und der Scheide, von welcher die übrigen Teile der Gipfelknospe völlig eingeschlossen sind. Entfernt man das ausgewachsene Blatt, so tritt uns aus dessen Scheide das für das nächste Jahr zur oberirdischen Entfaltung bestimmte Blatt mit seinen fast fertig angelegten Teilen in schwach grünlicher Farbe entgegen (Fig. 51). Trennt man nun die ganze Gipfelknospe von dem Rhizom der Pflanze über der jüngsten Wurzel ab und verkürzt dieselbe von unten her durch Querschnitte, bis sich die Scheiden der ineinander geschachtelten Blattanlagen erkennen lassen, so können diese leicht freigelegt werden (Fig. 51—54). Von dem innersten Blatte aber dürfte nur seine abgeschnittene stumpfkonische Kuppe gewonnen sein; der basale Teil findet sich dann noch auf unserem letzten Stammquerschnitt vor, wo er dessen Scheitel deckt. Befreit man den Scheitel von solcher Decke, so gelangt man zur Erkenntnis des allerjüngsten letztjährigen Blatthöckers und der Ausdehnung der flachen freien Scheitelfläche. Somit haben wir in der Gipfelknospe fünf Blattformen im Alter von 1—5 Jahren zu unterscheiden, bei denen jedes jüngere Blatt in dem nächst älteren völlig eingeschlossen erscheint und die in einer Schraubenstellung, bei einigen Pflanzen in Zeiger-, bei anderen in Gegenzeigerrichtung aufgebaut werden.

Diese ganz schnell vorzunehmende Orientierung über die Zahl, das Alter und die Stellung der Blätter der Gipfelknospe hat uns aber die Einsicht auf die Blattbasen, die durch die Querschnitte abgetrennt wurden, entzogen. Entfernt man von der von dem Rhizom abgetrennten Gipfelknospe das fünf- und das vierjährige Blatt, so daß das dreijährige frei den Scheitel glockenartig umschließend gewonnen wird (Fig. 52 *b*, Fig. 53), so erkennt man an seinem Grunde unterhalb seines fertilen Teiles einen Querspalt, der im späteren Alter verwächst, am zweijährigen aber, wie auch am dreijährigen nicht zu übersehen ist. Schon Röper entdeckte diese Blattspalte, die Hofmeister zuerst richtig deutete und

auch Holle ausführlich behandelt[1]). Sie ist ein mundartiger Verschluß, dessen Oberlippe und Mundwinkel von dem vorderen Rande des den Scheitel umwachsenden und auf den Stammgrund deckelartig aufgelegten Blattes gebildet werden.

Wir übersehen nun noch einmal diese interessanten Gebilde der Gipfelknospe an der schematischen Darstellung ihres Längsschnittes, der die in verschiedenen Ebenen liegenden Blattmedianen der besseren Übersichtlichkeit wegen in gleicher Ebene einander gegenüberstellt (Fig. 59). Wir finden den engen Scheitel (s) und die geringe Erhöhung des einjährigen (b_1) Blattes, das zweijährige (b_2) in Form eines stumpf konischen Deckels. Es hat seine Verschlußspalte wie die älteren Blätter an der seiner Insertionsstelle entgegengesetzten Seite und steckt ganz in der Blattscheide des nächsten um ein Jahr älteren Blattes (b_3). Letzteres zeigt an seinem Gipfel die in Entwicklung begriffenen, einander gegenübergestellten beiden Blattlamina, die im vierten Jahre gestielt und völlig ausgebildet erscheinen. Während die Hohlräume der Scheiden den umschließenden Blättern nicht größeren Raum geben, als deren Gestalt benötigt, hat das vierjährige Blatt (b_4) in der gestreckten Scheide des sich über der Erdoberfläche entfaltenden fünfjährigen freieren Spielraum und durchbricht endlich das dann schon abgestorbene Gewebe derselben im nächsten Jahre. Es entfaltet sich im Frühjahre seines fünften Entwicklungsjahres im Lichte, assimiliert, bringt die Sporen zur Reife und stirbt schon vor Beginn des Hochsommers ab. Somit gewinnt es also nach so langer vorbereitender Entwicklungszeit nur eine kurze Arbeitszeit.

Die freie Scheiteloberfläche des Rhizoms ist meist flach, auch vertieft und von geringer Ausdehnung (Fig. 55). Sie zeigt, wie bekannt, ein Wachstum mit einer dreiseitigen pyramidenförmigen Scheitelzelle, die oft sehr zusammengedrückt erscheint und dann im Längsschnitt tiefe und enge Segmente aufweist (Fig. 57 *a*). Ihre regelmäßigen Teilungen dürften, entsprechend der langsamen Erhebung der Spitze des Rhizoms, nur langsam aufeinanderfolgen, und wenn jedes Segment einem Blatte den Ursprung gäbe, würde auch jährlich ein Segment vollständig ausreichend sein und nach einem Umlauf der Segmentierung der Scheitelzelle erst im vierten Jahre an derselben Seite die Wiederholung der Teilung eintreten. Die erste quere Teilungswand der Segmente im Längsschnitte gesehen legt auch hier die von Campbell[2]) ausgesprochene Vermutung nahe, daß sie die Scheidewand zwischen

1) Holle, Bot. Zeit. 1875, pag. 272.

2) Campbell, pag. 244.

Pleron und Rinde sei. Allein bei solchem so wenig hervortretenden Scheitelwachstum des Rhizoms sind weder diese noch die weiteren Teilungen in Rinde und Epidermis klar zu erkennen.

Das junge Botrychium-Blatt soll sich nach Holle[1]) als eine ordnungslose Zellgruppe am Scheitel des Stammes erheben und sein Wachstum soll weder eine einzelne Zelle, noch ein Zellenkomplex beherrschen. Er belegt diese Ansicht durch Abbildungen meist von B. rutaefolium „mit möglichst genauer Wiedergabe der einzelnen Zellen" und zeigt, daß an eine Scheitelzelle hier nicht zu denken ist. Dagegen gibt Campbell[2]) von B. virginianum an, daß das junge Blatt anfänglich eine Scheitelzelle besitze, die in ihrem Wachstum mit der des Stammes übereinzustimmen scheine. Die den Text begleitende Abbildung eines jungen Blattes veranschaulicht sie aber nicht (siehe Fig. 124). Somit macht sich bei solchen Widersprüchen eine eingehende Untersuchung der Blattanlage und ihres Wachstums bei unserer Art nötig.

Recht junge Höcker einer Blattanlage am Scheitel der Rhizome zeigen uns die Pflanzen im Frühjahre, beim Beginne ihrer Vegetationsperiode. Solch eine sich eben erhebende Zellgruppe der jungen Blattanlage (Fig. 55 b_1) ist nicht ordnungslos, sondern sie besitzt zwei Merkmale, die dagegen zeugen. Einmal erhebt sie sich stets in einer geraden Frontlinie an der der freien Scheitelfläche zugekehrten Seite über dieselbe. Die in Fig. 55 dickere, in gerader Richtung gezeichnete Linie zeigt die verdickten Zellwände der sich eben über die Scheitelniveaugrenze erhebenden Protuberanz. Den höchsten Punkt derselben nimmt eine nicht zu verkennende dreiseitig-pyramidale Scheitelzelle ein (Fig. 55 *b*), deren angrenzende Segmente die bekannte gesetzmäßige Abgliederung bekunden. Die Scheitelzelle und ihre nächsten Segmente, die erstere oft an Größe übertreffen, besitzen größere Zellkerne und dichteren plasmatischen Inhalt als die diesen angrenzenden Zellen, und es sind diese fünf Zellen der Blatthöckermitte, von denen die mit b_1 bezeichnete Zelle die Scheitelzelle darstellt, unstreitig aus einer einzigen Zellinitiale, die in der Mitte einer älteren Segmentreihe der Rhizomscheitelzelle lag, entstanden. Die ihnen seitlich und im Rücken angrenzenden Zellen beteiligen sich auch an der Erhebung. Dadurch nun, daß der junge Blatthöcker in gerader Frontlinie über den Scheitel emporsteigt, dürfte er bekunden, daß er wahrscheinlich einem einzelnen Segment der Stammscheitelzelle zugehört, und zwar nicht dem letzten, sondern dem, das im letzten Turnus der Segmentreihe nach solcher Stammseite abge-

1) Holle, Bot. Zeit., pag. 272.
2) Campbell, pag. 244.

schieden war. Wenn der junge Blatthöcker eine nicht mehr zu verkennende Form angenommen hat, findet sich in der noch flachen Scheitelpartie in der Mitte einer Segmentreihe eine größere, auch mit dichterem Inhalt ausgestattete Zelle, die auch eine schiefe Teilung eingeht (Fig. 56 b_1). Diese Zelle dürfte als die Initiale des im nächsten Jahre zu bildenden Blatthöckers anzusprechen und ihre einleitende Teilung als allererster erkennbarer Anfang einer Blattbildung anzusehen sein. Auch im medianen Längsschnitt wird die Scheitelzelle der jungen Blattanlage nebst ihrer Teilungsweise nicht übersehen werden können (Fig. 57 b_1). Sie liegt stets auf dem gewölbten oberen Teile, nicht am Vorderrande, an dem die Blattzellen in einem scharfen Winkel über den flachen Stammscheitel sich erheben. Gleich nach dem Hervortreten der jungen Blattanlage macht sich ein doppeltes Wachstum derselben bemerkbar. Einmal tritt an der Front der Blattinsertion ein von dieser abstrebendes energisches Randwachstum auf, welches die Anlage stark nach vorn ausdehnt und sie keilig über den Rhizomscheitel unter dem nächstältesten Blatte vorschiebt (Fig. 56). Dann zeigt sich das aufstrebende Scheitelwachstum, vermittelt durch die dem gewölbten Blattrücken aufsitzende Scheitelzelle. Diese ist nicht von besonders hervortretender Größe. Ihre Teilungen scheinen nur langsam aufeinander zu folgen. Doch wachsen und teilen sich ihre Segmente lebhaft, und zwar die der Rückenseite stärker, so daß auch durch das Scheitelwachstum die Ausbreitung der jungen Blattanlage über den Stammscheitel unterstützt wird.

Im ersten Jahre bringt es die Blattanlage nur zu einem geringen, sich über den Stammscheitel vorschiebenden Zellkörper; erst in der zweiten Wachstumsperiode wird das Überwachsen des Stammscheitels vollendet und die Ausbildung einer eigenartigen stumpfkonischen Deckelform erzielt, die überall dicht, ohne Hohlräume zu bilden, anschließt und sich hinter dem Rücken der einjährigen Blattanlage auf die Stammoberfläche anlegt, auch hier die obenerwähnte Querfurche bildet (Fig. 57). Dieser eigenartige Blattkörper von Botrychium ist gleichsam eine vom Grunde auf gebildete Verwachsung von Scheide und Blatt, die ja bei Ophioglossum dem Rhizomscheitel getrennt entspringen.

Im Längsschnitt sehen wir das junge Blatt über dem Prokambium des Rhizoms entstehen und dieses bei dem zweijährigen Blatt direkt aus dem Stamme als Prokambiumstrang nach dem Gipfel des Blattmeristems geführt (Fig. 57 b_2). Bis dahin ist innerhalb zweier Jahre wenig mehr als der Teil entwickelt, der den basalen, den Scheidenteil des ausgebildeten Blattes ausmacht.

Noch Ende des zweiten oder Anfang des dritten Jahres wird in der Blattentwicklung zur Anlage der eigenartigen einander gegenübergestellten sterilen und fertilen Blattlamina geschritten. Ähnlich wie bei einer Knospung treten auf dem konischen Scheitel durch seine Teilung die beiden in der Mediane des Blattes stehenden Höcker hervor, von denen jeder seine dreiseitige Scheitelzelle am Vorderrande des Blattgipfels trägt (Fig. 57 b_2 und Fig. 58 *b*). Die Untersuchung über ihre erste Anlage konnte ich nicht ganz zum Abschluß bringen. Ich fand bei der Anlage dieser Gipfelteilung die beiden Scheitelzellen nahe beieinander und vermute, daß, während die ursprüngliche Gipfelzelle für die sterile Lamina beibehalten wird, aus einem nach abwärts angrenzenden Segmente die der fertilen Lamina ausgebildet wird (Fig. 57 b_2). Bemerken aber will ich noch, daß vielleicht auch, da doch zwei ganz neue dorsiventrale Blattgebilde angelegt werden, die Auflösung der alten Scheitelzelle und dafür eine Hervorbildung zweier neuer nicht unmöglich ist.

Das sterile Blatt, welches die direkte Fortsetzung der ursprünglichen Wachstumsrichtung wird, ist anfangs das kräftigere und vorgeschrittenere, hinter dem das fertile zurückbleibt (Fig. 58). Bei jungen Pflanzen kann sich letzteres auch nur auf die Anlage beschränken. Solche Fälle beobachtete Hofmeister und kam dadurch zu der Ansicht, daß erst die fertile Lamina angelegt werde, wenn die sterile ihre Fiedern zu entwickeln beginne.

Im dritten Entwicklungsjahre der Blätter sind ihre Scheitelzellen noch immer in Tätigkeit (Fig. 58 *b*), auch wenn schon in akropetaler Folge durch das Randwachstum am unteren Teile die Blattfiedern entstehen. Erst wenn dieses Randwachstum auch die Gipfel der beiden Lamina erfaßt, erlischt endlich das Scheitelwachstum mit der dreiseitigen Scheitelzelle, was bei fortgeschritteneren Blättern bereits am Ende des dritten, bei anderen aber erst im vierten Jahre stattfindet.

Mit dieser Studie über die Blattknospe von B. Lunaria begnügen wir uns zunächst. Über die Ausbildung der Fiedern beider Blattarten, über die Sporenentwicklung, sowie über den Gefäßbündelverlauf, welcher namentlich durch seine radiale Anordnung in den Stielen der Blätter bemerkenswert erscheint, geben unten genannte Autoren nähere Auskunft[1]).

---

1) Goebel, Beiträge zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Sporangien. Bot. Zeit. 1880 u. 1881. Organographie der Pflanzen, p. 758.

Holzmann, On the apical growth of the stem and the development of the sporangium of Botrychium. Bot. Gazette 1892.

Bower, Studies in the Morphology of spore-producing members. II. Ophioglossaceae. London 1891.

Campbell, Mosses u. Ferns, 1895, pag. 250.

Wir sind nun genügend vorbereitet, um über die Verhältnisse, welche uns die Keimpflanze in der verzögerten Entwicklung ihrer Stammknospe darbietet, ein richtiges Urteil zu gewinnen.

b) Von der Keimpflanze.

Das Prothallium von Ophioglossum vulgatum gab zu erkennen, daß eine Befruchtung der Archegonien sehr selten eintrete, ich fand nur wenige Embryonen und Keimpflanzen vor. Bei den Prothallien von B. Lunaria dagegen besitzt fast jedes größere Exemplar einen Embryo (Fig. 19—21 *em*), einige sogar deren mehrere (Fig. 24 u. 25) und selbst, wenn eine größere Keimpflanze aus dem Prothallium hervorgewachsen war, konnten die Archegonien seines weiterwachsenden Teiles noch Befruchtung finden. Aber mehr als zwei Keimpflanzen dürften von dem verhältnismäßig kleinen Gamophyten nicht zur vollständigen Ausbildung gebracht werden können. Ich traf kein Prothallium mit drei entwickelten Sporophyten an. Dabei wachsen die Keimpflanzen über Erwarten schnell hervor. So z. B. gewann ich von einem Prothallium in meiner Kultur mit einem Embryo von der Größe der Figur 19 (*em*) nach vier Wochen eine Keimpflanze von der Größe der Figur 22. Aber, wie Hofmeister, fand auch ich eine Anzahl junger Keimpflanzen, die durch ein Absterben ihres Mutterprothalliums frühzeitig selbständig geworden sind. Es waren dies kleine, braune, länglich-eiförmige Gebilde von einer Entwicklungsform, wie sie durch die Figuren 7, 8 und 26 gekennzeichnet sind.

Von der Entwicklung der Keimpflanze soll nun folgendes berichtet werden. Das befruchtete Archegonium schließt seinen Halskanal durch Zusammenziehen der Halszellen (Fig. 36), und die Eizelle vergrößert sich etwas, bevor sie ihre erste Teilung eingeht. Sie teilt sich zuerst quer zur Achse des Archegoniums in zwei gleiche Teile (Fig. 37), dann rechtwinklig zu dieser Wand in vier (Fig. 38) und weiter durch eine senkrecht auf die ersten beiden Wände gerichtete Wand in acht gleiche Zellen, wie diese Teilungsweise in Oktanten in derselben Weise für alle Farne und auch für B. virginianum durch Jeffrey nachgewiesen worden ist.

In dem nun folgenden Entwicklungsgang des Embryos nehmen die Teilungen einen unregelmäßigen Verlauf und erzielen zunächst die Ausbildung eines kugeligen oder ellipsoiden Zellkörpers ohne jede erkennbare Gliederung. Wenn auch anfangs in einzelnen Fällen die Basalwand noch als Grenze zwischen der epibasalen und hypobasalen Keimhälfte bemerkbar bleibt (Fig. 39), so geht sie doch im weiteren Wachstum verloren (Fig. 40). Das Gewebe des Mutterarchegoniums

und der angrenzenden Zellen wird bauchig aufgetrieben und umscheidet den sich vergrößernden Keimling, wie die Prothallien der Figuren 19, 20 und 27 solches darstellen und an Fig. 41, im Schnitte gezeichnet, veranschaulicht ist.

Bei den echten Farnen werden ja die einzelnen Organe der Keimpflanze schon früh voneinander gesondert, und es wird ihre Zurückführung auf die einzelnen Oktanten des Embryos ohne Schwierigkeiten möglich, doch für die Ophioglossazeen bleibt dies ausgeschlossen. Jeffrey glaubt zwar noch für die Keimpflanze von B. virginianum, trotz der späten Differenzierung ihrer Organe, im allgemeinen Sinne sagen zu können, daß aus dem hypobasalen Teile der Fuß und aus dem epibasalen die übrigen Organe differenziert werden. Aber die Keimesentwicklung von B. Lunaria kann eine Stütze für diese Ansicht infolge eines auffallend späten Hervortretens der Organe nicht abgeben. Auch wenn der eiförmige Keimling das Prothallium durchbricht, findet sich zunächst in seinem vorgeschobenen Teile noch nicht die Wurzel angelegt.

Solange der Embryo vom Prothallium umschlossen wird, sind seine Zellen mit dichten plasmatischen Stoffen gleichmäßig erfüllt (Fig. 36—41). Wenn er darauf aber als ovaler Keimling das Prothallium durchbricht, werden in seinen Zellen reiche Mengen Stärkekörner sichtbar, die äußeren Zellwände seiner freigewordenen Partien verdicken und bräunen sich und die Zellen seines achsilen Teiles erscheinen etwas gestreckt (Fig. 42). Nach dieser Entwicklungsform tritt dann bei unserem Keime endlich die Anlage seiner Organe hervor (Fig. 43).

In dem meist wagerecht von dem Prothallium vorgeschobenen und dem Erdreich zugeführten Teile der jungen Keimpflanze entsteht die dreiseitige Wurzelscheitelzelle und übernimmt die Sorge für die Zellbildung zum Spitzenwachstum der Keimwurzel (Fig. 43 *ws*).

Der von dem Prothallium noch eingeschlossene Teil, welcher der Wurzel gegenüber liegt, wird als das Saugorgan, der Fuß, erkennbar, der in diesem Entwicklungsstadium und schon vorher ein kräftiges Wachstum durch fleißige perikline und antikline Teilungen aufweist und tiefer in das Prothallium eindringt (Fig. 43 *f*). An diesem der Hauptsache nach aus Wurzel und Fuß bestehenden oviden Zellkörper entsteht seitlich beim Fuße, der Mündung des Archegoniums zugekehrt, die Scheitelzelle des Stammscheitels (Fig. 43 *s*). Man kann immer von großem Glücke sagen, wenn es gelingt, junge Keimpflanzen von solcher Entwicklungsgröße so gut median zu schneiden, daß auch der eben differenzierte Rhizomscheitel zur Anschauung gelangt. Stehen dieselben noch mit dem Prothallium im Zusammenhange, so ist durch dieses eine

Orientierung gegeben. Bei freien Keimpflanzen aber fehlt solche, da die Scheitelstelle von außen zunächst nicht erkannt werden kann.

Als erste Differenzierung des Stammscheitels tritt hier eine größere peripherische, mit dichten plasmatischen Stoffen ausgestattete Zelle auf, die alsbald von den benachbarten Zellen überwallt und eingeschlossen wird und schon an ihren ersten Teilungen als die erwartete dreiseitige Rhizomscheitelzelle erkannt wird (Fig. 43*s*, 44*s*).

Die schützende Überwachsung der jungen Scheitelanlage, namentlich aber die von einer Seite mehr hervorgeschobenen Zellen dürften hier wohl als das sehr rudimentäre Keimblatt gedeutet werden (Fig. 44*c*). Diese fest verwachsende Umscheidung gibt der Ausweitung der Scheitelstelle durch Ausdehnung seiner Zellen etwas nach, wird aber in der weiteren Entwicklung der Keimpflanze von dem sich bildenden ersten Blatte gesprengt, und letzteres deckt darauf als flache Blattschuppe schützend den Rhizomscheitel.

Wir sehen, daß diese jugendliche Keimpflanze ein ganz anderes Gepräge hat, wie die von B. virginianum, mit ihrer besser hervortretenden Ausbildung der Rhizomknospe. Ähnlich, wie die junge Keimpflanze von Ophioglossum vulgatum, ist auch die unsere der Hauptsache nach ein Wurzelkörper, von dessen Scheitelspitze langgestrecktes prokambiales Gewebe auf die Stammscheitelstelle führt, und die hier nur aus wenigen Zellen, nämlich aus der Scheitelzelle und deren Umschließungszellen besteht (Fig. 43). Bemerkenswert ist noch der Fuß, welcher anfangs wenig hervortritt, dann aber, namentlich wenn die Keimpflanze mit dem Prothallium verbunden bleibt, zu einem auffallend starken halbkugelförmigen Höcker hervortreibt (Fig. 45*f*).

Dieser Fuß schließt am hinteren Ende der ersten Wurzel neben dem versteckten Scheitel die Keimpflanze stumpf keulenförmig ab und ist selbst bei älteren Pflanzen als ein Ansatz an deren erster Wurzel immer deutlich zu erkennen. Sein Inneres besteht aus größeren parenchymatischen Zellen, die an der Peripherie flach sind. Ein rudimentäres Gefäßbündel aber, das Hofmeister vorgefunden haben will, fehlt. Die ungewöhnliche Dicke, zu der hier dies Organ entwickelt und aus dem Prothallium hervorgetrieben wird (Fig. 22—25), läßt erkennen, daß es hier mehr als ein Saugorgan vorstellt. Es dient augenscheinlich gleichzeitig zur Speicherung der dem Prothallium entnommenen Nährstoffe, mit denen die Keimpflanze längere Zeit zweckmäßige Unterstützung findet, und man sieht an älteren Pflanzen, daß die Zellen des Fußes ihren Inhalt verlieren, also an die wachsende Pflanze abgeben, sich bräunen und absterben.

In solcher Entwicklungsform der Keimpflanze, wie sie durch Fig. 45 dargestellt ist, hat sich schon ihre Verbindung mit dem endophytischen Pilze vollzogen, der aber nicht vom Prothallium aus, sondern von dem Erdreich her an verschiedenen Stellen der Epidermis des Fußes und der Wurzel der Keimpflanze seinen Eintritt genommen hat. Seine Hyphen füllen die Zellen des Fußes und der äußeren Rinde an. Die Epidermis, die Wurzelspitze und ihr Zentralbündel nebst innerster Rinde, sowie die Scheitelknospe und das Rhizomgewebe bleiben pilzfrei. Wie bekannt, verlieren die verpilzten Zellen ihre Stärke, und als Produkte der Umwandlung sind Öl und Eiweiß vorhanden.

Die Mykorrhiza von B. Lunaria und einer Anzahl anderer Arten dieser Gattung ist von Grevilius[1]) und neuerdings von Marcuse[2]) behandelt worden. Letzterer nimmt mit Stahl an, daß den Kommunikationshyphen solcher Saprophyten eine der physiologischen Funktion der Wurzelhaare ähnliche Aufgabe zu erfüllen zukomme. Zu der Zeit aber, da die Keimpflanze zuerst von dem Pilze befallen wird, ist sie so stark mit Nährstoffen angefüllt, daß sie eine Beihilfe nicht nötig haben dürfte, und dann erzeugt sie eine große Anzahl langgestreckter, auch sich endogen auszweigender Wurzeln, die gewiß auch selbständig den Humus des Bodens auszubeuten imstande sind. Jeffrey findet, daß sich der Endophyt der Sporenpflanze von B. virginianum von dem des Prothalliums unterscheide, eine Ansicht, die ich für unsere Art nicht annehme. Wenn auch der Endophyt in der Sporenpflanze in einigen anderen Eigenschaften entgegentritt als in dem Gamophyten, so können diese auch durch den Charakter des Wirtes bedingt werden.

Wenn kaum durch wenige Teilungen der Stammscheitelzelle das Rhizom begründet ist und eben erst ein kleiner Blatthöcker des ersten Blattes sichtbar wird, schreitet die Keimpflanze schon zur Anlage einer zweiten Wurzel. Die Anlagestelle derselben ist keine bestimmte, sie kann zur Achse der Keimwurzel sehr verschiedene Richtung nehmen, in einem Winkel zu ihr tritt ihre Anlage am häufigsten auf (z. B. Fig. 9, 10, 11 u. 25), aber auch in derselben oder in entgegengesetzter Richtung wächst sie hervor. Zur übersichtlichen Darstellung derselben wurden letztere Fälle gezeichnet (Fig. 45 u. 46 w^2). Holle bemerkt, daß er bei seinen Untersuchungen an älteren Pflanzen die erste Anlage einer Wurzel nicht gesehen habe. Bei dem Studium der Keimpflanze

---

1) Grevilius, Über Mykorrhizen bei der Gattung Botrychium, Flora, Bd. LXXX.

2) Marcuse, Anatomisch-biologischer Beitrag zur Mykorrhizenfrage. Inaugural-Dissertation, Jena 1902.

hat man öfter Gelegenheit, solche anzutreffen. Sie wird ganz so angelegt wie bei den echten Farnen, indem eine endogene junge Rindenzelle des Stammes sich zur Wurzelscheitelzelle ausbildet (Fig. 63 *w*). Nach ihrer Anlage entsteht eine starke Zellvermehrung der jungen Wurzel in der bekannten Weise, ein Aufquellen der ganzen Scheitelstelle (Fig. 26) und Hervordrängen der Wurzelhaubenschichten, bis endlich die junge Wurzelknospe hervorgewachsen ist und in meist horizontaler Richtung in das Erdreich eindringt. Rückwärts an ihrer Ansatzstelle umfaßt sie schützend die junge Stammknospe und umwächst sie so, daß das Rindengewebe des Stammes vollständig mit dem der Wurzel verwächst, jedoch bleibt die Verwachsungsstelle immer erkennbar (Fig. 46 u. 47). Das junge Rhizom wird gleichsam in einem Wurzelgehäuse eingeschlossen und ragt nicht über das Niveau der letzten Wurzelansatzstelle hervor (Fig. 46). Das Gefäßbündel der zweiten Wurzel wird an das der ersten angesetzt, wie es Fig. 46 veranschaulicht. In gleicher Weise kann nun eine dritte, ja vierte Wurzel am Rhizome entstehen, ohne daß sein Scheitel merklich über seine Wurzelansatzstellen hervortritt. So zeigt Figur 48 eine Keimpflanze mit vier älteren und einer jungen Wurzel, und ihre Stammknospe ist dennoch wenig über die Ansatzstelle der fünften Wurzel emporgestiegen. Hat es dagegen eine Keimpflanze auf sechs bis acht Wurzeln gebracht, so erscheint bei jeder derselben die Rhizomknospe immer merklich hervorgetrieben (Fig. 14—16). Der schematische Durchschnitt einer solchen Keimpflanze, den Fig. 49 darstellt, zeigt den Stammscheitel schon wesentlich aus der Umklammerung der Wurzelansatzstellen hervorgearbeitet. Daß alle Wurzeln der Keimpflanze von demselben Endophyten bewohnt werden, soll hier noch vorübergehend hervorgehoben werden.

Es ist auffallend, daß unsere Keimpflanze, die von Anfang an in ununterbrochener Folge sich beeilt, eine Reihe kräftiger Wurzeln zu erzeugen, dennoch in der Ausbildung ihrer Stammknospe so zurückhält. Während bei B. virginianum schon gleich das handförmig ausgebildete Keimblatt über die Erdoberfläche treibt, ergrünt und assimiliert, so kommt bei unserer Keimpflanze in gleicher Aufgabe kaum erst das achte bis zehnte Blatt über die Erde hervor.

Wie wir schon gesehen, ist das Keimblatt hier ganz rudimentär und auf wenige Zellen zurückgeführt (Fig. 44 *c*). Der durch eine dreiseitige Scheitelzelle gegründete Stammscheitel wächst langsam und hat in einer Keimpflanze von der Entwicklung der Figuren 26 und 45 noch wenig Bedeutung erlangt, schreitet aber zur Anlage des ersten Blattes. Dieses sowohl wie auch alle übrigen Blattanlagen entstehen

in der Weise, wie wir sie oben an der älteren Pflanze kennen lernten (Fig. 56). Sie wachsen mit einer dreiseitigen Scheitelzelle auf ihrem Gipfel und durch ein ergiebiges Randwachstum als eine flache Blattschuppe über den Stammscheitel aus, unter deren Schutze sich dann eine neue Blattanlage erheben kann. Durch eine interkalare Ausweitung und Streckung der jungen Stammknospe wird die primitive Kotyledonarscheide durch die erste Blattanlage frühzeitig gesprengt, und das erste Blatt gelangt mit seiner erhabenen Seite als eine unvollständig ausgebildete Blattform an die Oberfläche. Es stellt nunmehr sein Scheitelwachstum ein, bleibt also auf einer primitiven Stufe der Ausbildung stehen, seine äußeren Zellen bräunen sich und sein Rand verwächst schützend mit dem Stammteile und deckt die unter ihm weiter wachsende Stammknospe, bis es dann auch von dem nächsten Blatte zersprengt und in seiner schutzbringenden Aufgabe abgelöst wird. So zeigt die junge Rhizomknospe der Figur 47 das nicht median gezeichnete erste Blatt (b_3) als äußere Decke, die bald von dem nächsten (b_2) gesprengt werden kann und so fort. Schon die ersten Blätter der Keimpflanze treten in derselben Spiralstellung auf, wie die der älteren Pflanze, und haben auch gleiche Anlage und Entwicklung wie jene. Sie werden hier aber anfangs zu früh schon ihres deckenden Schutzes beraubt, an die Oberfläche geführt und dadurch in ihrem Scheitelwachstum, also in ihrer Ausbildung unterbrochen.

Wir untersuchen die Scheitelknospe einer Keimpflanze, z. B. einer solchen in der Entwicklung der Figur 48 näher. Die von außen in ihrer braunen Schattierung gesehenen Ringe sind die Ansatzstellen der ersten verbrauchten Blattschuppen, und soeben wird die letztere (etwa die dritte) von der darunter liegenden Schuppe gesprengt. Auch das letztere Blattorgan, das man am besten durch eine Präparation mit der Nadel freilegt, hatte nur eine sehr unvollkommene, etwa zweijährige Entwicklungsstufe erreicht und die Form eines stumpfkegelförmigen Deckels gewonnen, es deckte aber noch ein zweites etwa einjähriges Blatt, und ein drittes befand sich in der Anlage.

In anderen Fällen kann eine gleichalterige Keimpflanze es schon auf ein kegelförmig hervortretendes äußeres Blatt, also auf eine höhere Entwicklungsform als die der flachen Schuppe gebracht haben.

Wir wissen von dem Studium der älteren Pflanze her, daß sie jährlich nur ein Blatt anlegt, welches zur vollständigen Entwicklung fünf Jahre nötig hat, von welcher Zeit es vier Jahre unterirdisch in der Scheide des nächstälteren Blattes wie in einem Futterale sich ausbildet.

Von unserer Keimpflanze aber vermutet Hofmeister[1]), daß sie bereits in ihrer ersten Vegetationsperiode die ersten drei Wedel erzeuge, welche sich dann schon im zweiten Jahre ihres Daseins zu den ersten grünen und sporentragenden Wedeln entfalteten. Dagegen ist aber hervorzuheben, daß doch das geringe Bildungsvermögen des Rhizomscheitels der Keimpflanze ganz augenscheinlich wird. An „sproßbildender Substanz" dürfte die jüngere Pflanze größeren Mangel haben als die ältere. Es kann daher unsere Keimpflanze auch nur jährlich ein Blatt erzeugen und noch dazu in bescheidenerer Form, als es die ältere Pflanze vermag, welches auch innerhalb einer Vegetationsperiode keine vollkommenere Entwicklungsstufe erreicht als bei der älteren Pflanze. Zur vollständigen Ausbildung eines sporentragenden Blattes auch in der bescheidenen Form der Figur 1 sind die gleichen fünf Jahre nötig. Die ersten „niederblattartigen Wedel" sind noch in unvollkommener Ausbildung, wenn sie ihr primitives Gehäuse, welches das nächstältere Blatt abgibt, sprengen. Sie übernehmen dann die äußere Deckung der Rhizomknospe und verlieren, wie schon hervorgehoben, außer der interkalaren Ausdehnung die weitere Entwicklungsfähigkeit. Man findet daher die ersteren Blätter, welche nur ein bis zwei Jahre eingeschlossen sich ausbilden konnten, als flache braune Schuppen den Scheitel deckend. Treffen wir sie äußerlich als lichtbraune oder weißliche spitzkonische Blattform an (Fig. 49*bz* und Fig. 14 u. 15), so konnten sie sich zwei bis drei Jahre ungestört entwickeln. Nach solcher Zeit bringen sie es wohl zu einem grünenden Spitzchen und weiter bis auf die ersten Anlagen der gefiederten Spreite (Fig. 50*a*—*c*). Nach der interkalaren Streckung finden sich die weißlichen Partien der Blätter mit braunen Zellen getüpfelt, welche wohl die Mutterzellen von unausgebildeten Spaltöffnungen darstellen mögen. Ein einfaches Bündel führt in jedes Erstlingsblatt. Unvollständige Rhizomknospen der Keimpflanze enthalten zwei, auch drei Blattformen. Erst aber, wenn die Blattscheide des äußeren Blattes vier Jahrgänge von Blattformen einschließt, ist sie vollständig und imstande, sporentragende sich an der Erdoberfläche entfaltende grüne Doppelblätter zu entwickeln.

Es ist auffallend, wie lange unsere Keimpflanze auf durch Chlorophyll gewonnene Assimilate verzichtet. Geboren wurde sie durch einen Gamophyten, dem die Assimilationsfähigkeit fehlte, und darauf kann sie ein acht- bis zehnjähriges unterirdisches Dasein verbringen, ehe eins

1) Hofmeister, pag. 661.

ihrer Blätter über die Erdoberfläche tritt. Und wenn dies auch geschieht, ist die Assimilierung des einzigen Blattes mit seiner geringen Oberfläche, der mattgrünen Farbe und der kurzen, nur für das Frühjahr ausreichenden Lebensdauer sehr gering. Botrychium Lunaria ist fast ein Ganz-Saprophyt.

So lehrte uns denn diese Untersuchung ein eigenartiges Stammorgan kennen. Es wurde als ein unscheinbarer seitlicher Anhang an das ansehnliche Fußwurzelorgan des Keimlings angesetzt und gibt alsdann kräftigen Wurzeln, aber unscheinbaren Blattgebilden den Ursprung. Von den Ansatzstellen seiner Wurzeln anfangs umklammert, erhebt es sich erst allmählich über diese empor und kann dann zuweilen Internodien von fast ein Zentimeter Länge zwischen den Ansatzstellen einzelner Blätter bilden. Einen gesetzmäßigen Zusammenhang zwischen Wurzel- und Blattentwicklung, den Holle angibt, fand ich nicht bestätigt. Zuweilen wurden zwei Wurzeln auf einmal angelegt, was ich bei den Blättern nicht fand.

Die Eigenschaften der Gefäßbündel an Wurzeln, Stamm und Blatt sind genügend bekannt, und es ist daher eine nähere Betrachtung derselben hier überflüssig. Bemerken will ich nur, daß der hohle Gefäßzylinder des Stammes der Keimpflanze nach unten hin geschlossen erscheint und konisch der Ansatzstelle der beiden ersten Wurzeln der Keimpflanze aufgestellt ist (Fig. 47 u. 57).

c) Von der Verzweigung.

Das Rhizom von B. Lunaria ist meistens unverzweigt, und es kommt eine Verzweigung desselben äußerst selten vor. Röper[1]) beobachtete eine solche zuerst und stellte einige Fälle durch Zeichnungen dar, ohne sie aber näher zu untersuchen. Holle[2]) ist nur ein einziges verzweigtes Exemplar vorgekommen. Er nimmt eine endogene Entstehung derselben an und glaubt aus seiner Untersuchung schließen zu müssen, daß der Seitensproß in einer Blattachsel des Hauptsprosses inseriert sei. Auch der Seitensproß hatte von Anfang an reichlich Blätter und Wurzeln gebildet.

Ich habe etwa ein Dutzend einfach und mehrfach verzweigter Pflanzen unserer Art beobachtet und auch in Schnitten die Anlage einer Verzweigung angetroffen. Es scheinen namentlich jüngere Pflanzen eher geneigt zu sein, solche einzugehen als ältere.

1) Röper, Bot. Zeit. 1859.
2) Holle, Bot. Zeit. 1875, pag. 313.

Derartige Verzweigungen gehen aus einer einzigen Oberflächenzelle des Rhizoms hervor. Bei jugendlichen Pflanzen streckt sich oft der Stamm und wächst mit seinen jüngsten Blattanlagen über die vorhergehenden empor, so daß in solchen Fällen ein entblößter Stammteil und somit freie Stammepidermis gewonnen wird. Fig. 57 zeigt links nur eine kurze Stufe des sich frei erhebenden Stammscheitels, aber es kommen auch solche von über einen Zentimeter Höhe vor.

An solcher freien Stammoberfläche traf ich eine peripherische Zellgruppe, im Längsschnitt gesehen, an, wie sie die Zeichnung der Fig. 61 darstellt, die aus einer einzigen Oberflächenzelle entstanden und bei welcher die seitlichen Zellen (*b*) die mittleren (*s*) eben umscheiden. Die letzteren mit auffallend dichtem Plasma und großen Zellkernen haben den Scheitel der Adventivknospe auszubilden, von welchen die obere Zelle schließlich die Form einer dreiseitigen Scheitelzelle annehmen wird. Fig. 62 zeigt eine gleiche Anlage in wenig weiterer Entwicklung. Die Umscheidung (*b*) hat größere Fortschritte gemacht und die Zahl der den jungen Scheitel der Adventivknospe bildenden Zellen (*s*) hat zugenommen. Auch die Zellen der Umgebung dieser Anlage gehen Teilungen ein, die namentlich auf einen frühzeitigen Anschluß der jungen Knospe an den Zentralzylinder des Rhizoms führen. Solchen Anschluß bildeten die in der Zeichnung angeführten Gefässzellen, welche nach oben auf die Scheide weisen. Es erinnert diese Art der Knospung an die embryonale Anlage des Rhizomscheitels und seine erste Umscheidung bei der Keimpflanze. Fig. 60 zeigt eine größere Keimpflanze mit 12 Wurzeln, die im Frühjahre aus dem Boden isoliert wurde, welche die erste Wurzel (*wz*) und den Fuß an ihr (*f*) deutlich zu erkennen gibt, bei welcher aber aus der gemeinsamen Scheide neben dem Blatte der Hauptknospe noch das einer Nebenknospe hervortritt. Diese Seitenknospe zeigte sich in der Entwicklung der Blätter sehr vorgeschritten und begann auch durch Anlage von Wurzeln sich selbständig zu machen. Diese hier so seltene Erscheinung der Verzweigung gleicht der Entwicklung der Seitenknospen bei Farnen, wie sie durch Mettenius und Prantl an einer Reihe Farne nachgewiesen worden ist.

Figuren-Erklärung.

Tafel I, Fig. 1—42.

Fig. 1. Einige Prothallien und Keimpflanzen nebst ihrer Fundstelle in natürlicher Größe. *p* die weißlichen Prothallien, *k* Keimpflanzen, k_1 u. k_2 ältere Formen der letzteren.

Fig. 2—16. Prothallien und Keimpflanzen in dreifacher Größe.

Fig. 2 u. 3. Proth. in verschiedenem Alter.

Fig. 4—6. Proth. im Zusammenhange mit Keimpflanzen.

Fig. 7 u. 8. Junge freie Keimpflanzen mit einer Wurzel.

Fig. 9—13. Keimpflanzen mit zwei, drei und vier Wurzeln und mit mehr oder weniger deutlicher Scheitelstelle *s*, w_1 Keim- oder erste Wurzel, die am hinteren Ende, dem Fuße, stets stumpfkeulig angeschwollen erscheint.

Fig. 16. Junge achtwurzelige Keimpflanze mit einem für die folgende Vegetationsperiode über die Erdoberfläche zu führenden ersten Sporenblatte.

Fig. 17—26. Prothallien und Keimpflanzen 16-fach vergrößert. Die Prothallien sind von der Oberseite gesehen gezeichnet. An ihren Seiten sollen die Kreise mit Quadranten die Archegonien, die auf der Rücken-Mitte punktierten Kreise, die Antheridien darstellen.

Fig. 17. Junges Prothallium. Fig. 18. Herzförmiges Prothallium.

Fig. 19 u. 20. Eiförmige Prothallien. *em* sich entwickelnde Embryonen.

Fig. 21—25. Prothallien im Zusammenhange mit Keimpflanzen.

Fig. 24 u. 25. Prothallien mit je zwei Keimpflanzen.

Fig. 26. Junge freie Keimpflanze. Sie stellt ein keuliges Wurzelgebilde dar. Am verborgenen Stammscheitel ist w_2 die Anlage der zweiten Wurzel. *f* Fuß, w_1 erste Wurzel.

Fig. 27. Ein vollständiges von oben gesehenes Prothallium, 60-fach vergrößert. *a* der Anfang des Prothalliums (der Sporenpol desselben). *s* die wachsende Region (der Scheitelpol). Die Antheridien *an* befinden sich auf der Rückenlinie. Zu beiden Seiten derselben die Archegonien *ar*. *em* ein Höcker mit einem Archegonium-Rudiment auf dem Gipfel, in dessen Innerem ein Embryo entwickelt wird. *h* dunkelbraune Hyphen eines Pilzes, dessen Zweige in das Innere des Prothalliums eintreten.

Fig. 28. Medianer Längsschnitt durch ein junges Prothallium. *a* der Anfang (Sporenpol), *s* die wachsende Region (Scheitelpol), *b* Bauch-, *r* Rückenseite. *an* Antheridien, von denen das älteste entleert ist. *rh* Rhizoide. *p* Paraphysen. *h* Hyphen eines eintretenden Pilzes. Das ganze Prothallium mit Ausnahme der Scheitel- und Rückenregion wird von einem endophytischen Pilze (*en*) bewohnt. Vrgr. 70.

Fig. 29. Medianer Längsschnitt durch die wachsende Region eines älteren Prothalliums. *m* Scheitelmeristem. *an* erste Anlage eines Antheridiums, *an* und an_2 ältere Entwicklungszustände desselben, *p* Paraphyse, *en* endophytischer Pilz. Vrgr. 150.

Fig. 30. Querschnitt durch ein Prothallium mit hervorgetriebenen Antheridien (*an*) auf der Rückenmitte. *ar* altes verblühtes Archegonium, *em* junger Embryo, *en* endophytischer Pilz. Vrgr. 90.

Fig. 31. Scheitelregion des Prothalliums von oben gesehen. *m* Scheitelmeristem, *an* ein sich bildendes junges Antheridium, *ar* junge Archegonien, *rh* Rhizoide, die an der Scheitelregion entwickelt werden. Vrgr. 150.

Fig. 32. Einige von dem Endophyten bewohnte Zellen des Prothalliums. *h* Hyphen des Pilzes, *v* Pilzklumpen, *k* Fettkörper. Vrgr. 340.

Fig. 33. Zwei entleerte Antheridien von oben gesehen, das erste mit einer und das zweite mit drei Öffnungen. Die punktierten Kreise geben den Umfang der bei tieferer Einstellung gesehenen Antheridien-Höhlung an. *p* Paraphysen. Vrgr. 150.

Fig. 34. Eine Spermatozoiden-Mutterzelle und zwei Spermatozoiden. Vrgr. 550.

Fig. 35. Reifes Archegonium kurz vor seiner Öffnung. Vrgr. 225.

Fig. 36. Befruchtetes Archegonium mit Eizelle kurz vor der Teilung. Vrgr. 225.

Fig. 37. Eizelle mit erster Teilung im Archegonium. Vrgr. 225.

Fig. 38. Vierzelliger Embryo. Vrgr. 225.

Fig. 39—41. Embryonen in der Richtung der Archegonium-Achse geschnitten. Vrgr. 225.

Fig. 42. Ein das Prothallium durchbrechender Embryo. Vrgr. 150.

Tafel II. Fig. 43—63.

Fig. 43. Junge Keimpflanze im Zusammenhange mit dem Prothallium, dessen Zellen dicht mit Nährstoffen, namentlich Stärke, angefüllt sind. *f* Fuß, *ws* Wurzelscheitel, *s* Rhizomscheitel, *an* entleertes Antheridium, *p* Paraphysen. Vrgr. 70.

Fig. 44. Die Sproßpartie der in Fig. 43 dargestellten Keimpflanze stärker vergrößert. *s* Scheitelzelle mit den ersten Teilungen, von den angrenzenden Randzellen überwachsen, *c* als rudimentäres Kotyledon zu deuten. Vrgr. 225.

Fig. 45. Ältere freie Keimpflanze mit stark ausgebildetem Fuße *f*. w_1 Wurzelscheitel der ersten Wurzel, *s* Scheitel des Rhizoms mit der Anlage der zweiten Wurzel w_2. In den Zellen der Endophyt *en*. Vrgr. 52.

Fig. 46. Junge Keimpflanze im Längsschnitt. w_1 erste, w_2 zweite Wurzel, *f* Fuß, *r* Rhizom. Vrgr. 30.

Fig. 47. Das junge Rhizom der Keimpflanze von Fig. 46 in stärkerer Vergrößerung. *a* Scheitelzelle des Vegetationspunktes desselben, b_1 erste, b_2 zweite Blattanlage, b_3 nicht medianes drittes Blatt. Vrgr. 150.

Fig. 48. Junge Keimpflanze mit fünf Wurzeln (w_1—w_5). *s* die wenig entwickelte Blattknospe. Vrgr. 16.

Fig. 49. Schematischer Durchschnitt einer Keimpflanze mit etwa sechs bis acht Wurzeln, von denen drei in derselben Ebene gezeichnet sind. *f* Fuß, w_1 erste Wurzel, *w* Wurzeln, *s* Rhizomscheitel, b_1—b_3 Blattentwicklungsformen. Vrgr. 6.

Fig. 50. Entwicklungsformen unvollkommen ausgebildeter Blätter von Keimpflanzen. Schwache Vrgr.

Fig. 51—54. Fig. 51 vierjährige, Fig. 52*a* u. *b* dreijährige, Fig. 53 zweijährige Blattformen älterer Pflanzen, Fig. 54 Querschnitt durch die Blattknospe, welcher die schraubenlinige Blattstellung anzeigt. Vrgr. 6.

Fig. 55. Scheitel des Rhizoms von oben gesehen. *a* die dreiseitige Scheitelzelle desselben, b_1 Scheitelzelle mit junger Blattanlage. Vrgr. 340.

Fig. 56. Junges Blatt von oben gesehen. b_1 Scheitelzelle desselben, *i* Blattinitiale des nächstjährigen Blattes. Vrgr. 225.

Fig. 57. Längsschnitt durch eine Blattknospe. *a* Scheitelzelle des Rhizoms, b_1 des sich erhebenden erstjährigen Blatthöckers, b_2 Scheitelzellen des zweijährigen Blattes, welches eben in Auszweigung begriffen ist.

Anm.: Die in verschiedenen Ebenen auftretenden Blätter sind in derselben Fläche gezeichnet. Vrgr. 225.

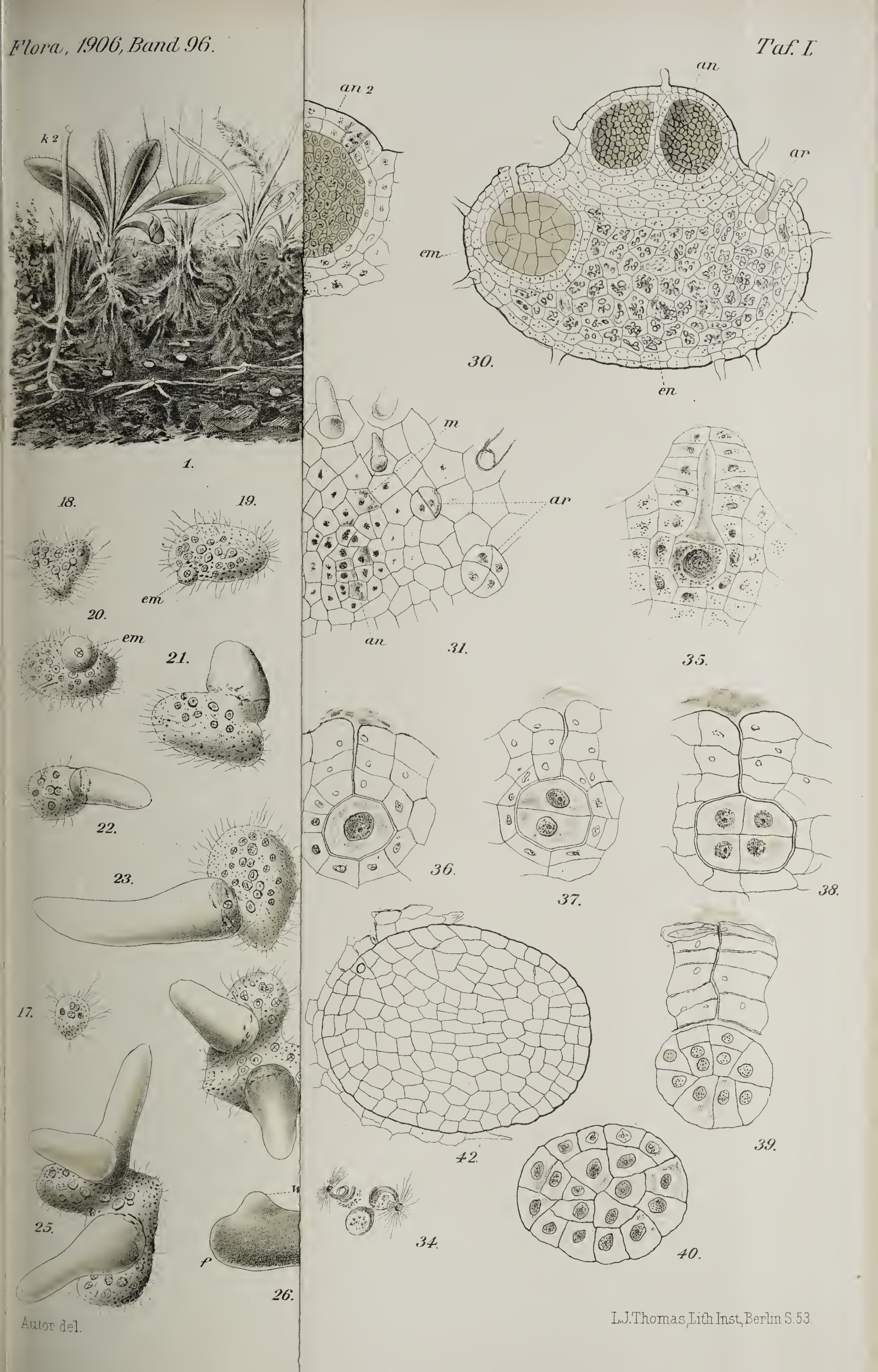
Fig. 58. Längsschnitt durch die verzweigten Blatteile eines dreijährigen Blattes in der Entwicklung von Fig. 52 *b*, in welchem die Scheitelzellen (*b*) deutlich erkennbar sind. Vrgr. 225.

Fig. 59. Schematischer Längsschnitt durch eine ältere Pflanze. *w* Wurzeln, s Rhizomscheitel, b_1—b_5 die Blätter in dem Jahresalter der beigegebenen Zahlen. Vrgr. 6.

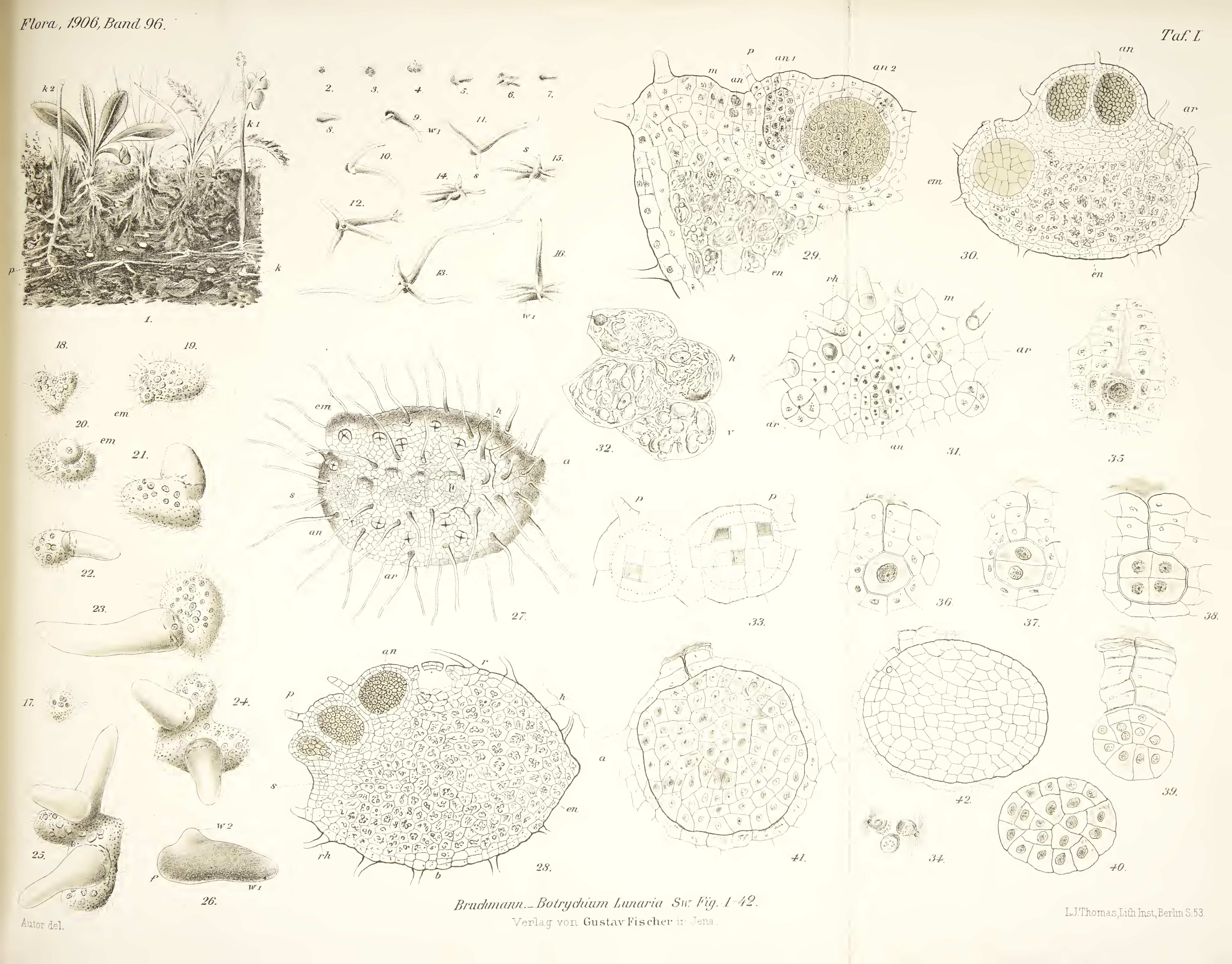
Fig. 60. Ältere Keimpflanze mit etwa 12 Wurzeln, eine verzweigte Form darstellend. *f* Fuß, w_1 erste Wurzel. Die beiden durchbrechenden Blätter deuten zwei Scheitelknospen an. Vrgr. 10.

Fig. 61 u. 62. Die ersten Entwicklungsstadien einer jungen Auszweigung. *s* Scheitel derselben, *b* Umscheidung der jungen Knospe. Vrgr. 225 u. 150.

Fig. 63. Junge Wurzelanlage im Rindengewebe des Rhizoms. *w* Wurzelscheitelzelle. Vrgr. 225.


Flora, 1906, Band 96.
Taf. I
k 2
1.
18.
19.
em
20.
em
21.
22.
23.
17.
25.
f
26.
an 2
an
ar
em
30.
en
m
ar
an
31.
35.
36.
37.
38.
39.
42.
34.
40.
Autor del.
L.J.Thomas, Lith Inst, Berlin S.53.

Taf. I.

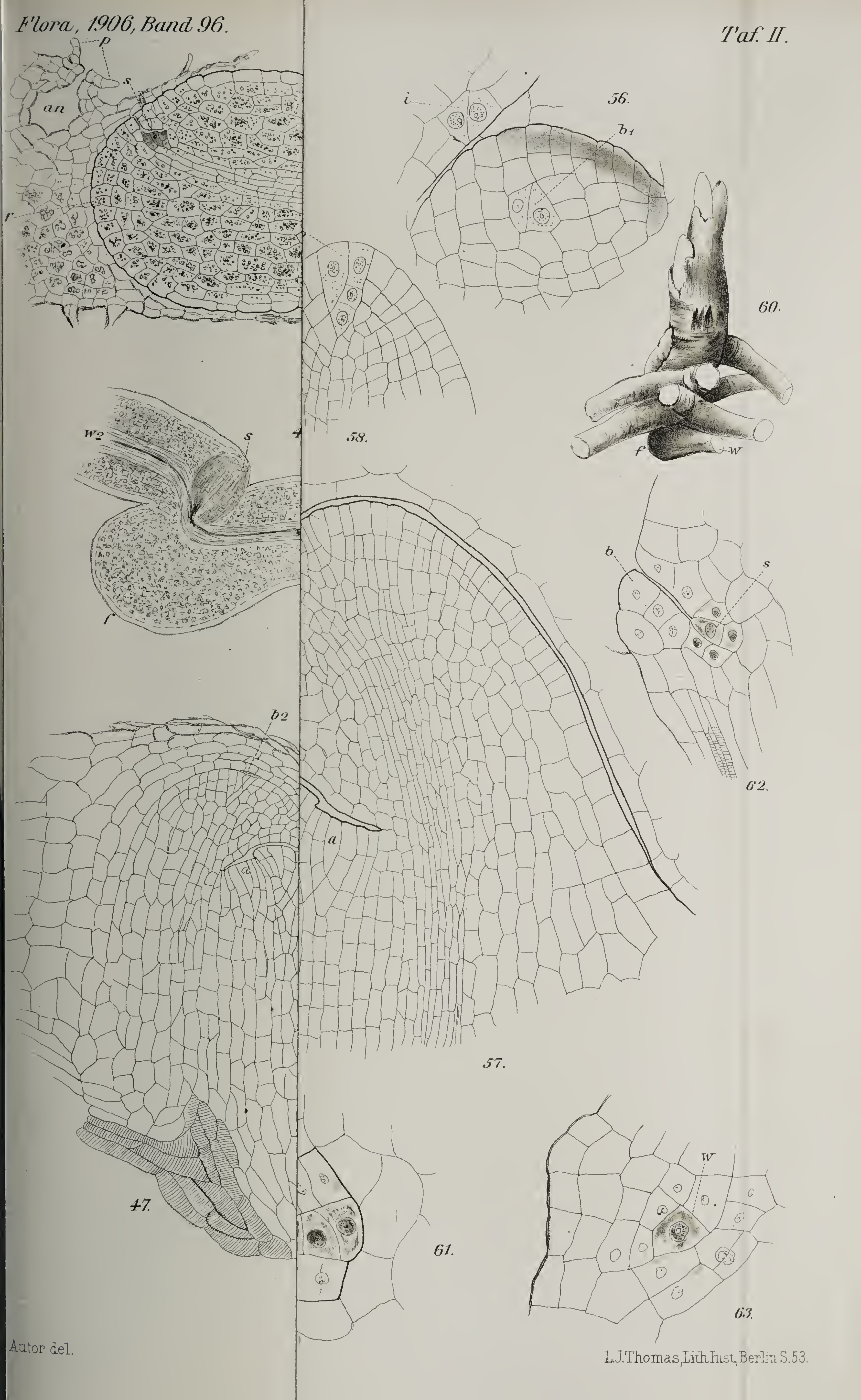


Bruchmann. – Botrychium Lunaria Sw. Fig. 1-42.

Autor del.

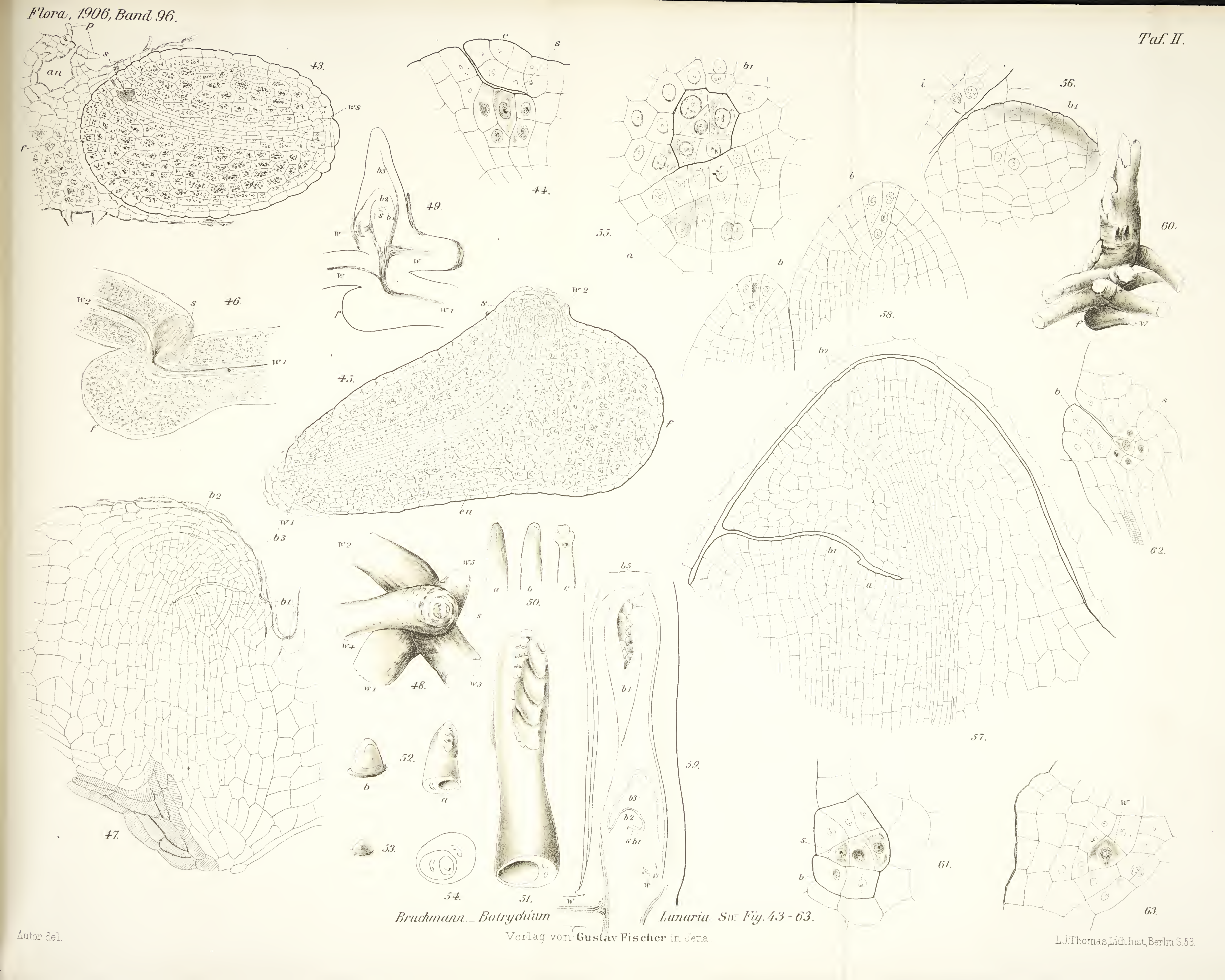
Verlag von Gustav Fischer in Jena.

L. J. Thomas, Lith. Inst., Berlin S. 53.



Autor del.

L.J.Thomas, Lith.Inst, Berlin S.53.



Bruchmann. – Botrychium Lunaria Sw. Fig. 43 - 63.

Autor del.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

L.J.Thomas, Lith. Inst., Berlin S.53.

Über das postflorale Wachstum der Kelchblätter einiger Convolvulaceen.

Von **Nils Svedelius**, Upsala.

(Mit 31 Figuren in dem Text.)

Nachdem die sogen. Wasserkelche oder Wasserknospen von Treub bei Spathodea campanulata zum erstenmal beschrieben worden, haben sich mehrere botanische Verfasser mit diesem Thema beschäftigt. So liegen in der Literatur Beobachtungen über Wasserkelche vor, von Lagerheim, Raciborski, Kraus, Shibata u. a., und eine eingehende monographische Behandlung über dieses Kapitel haben wir in Koorders Arbeit: „Über die Blütenknospenhydatoden einiger tropischen Pflanzen" in Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg, V. 14, pag. 355.

Es ist ja sehr wahrscheinlich, daß, je mehr die tropische Vegetation biologisch durchforscht wird, die Anzahl bekannter Pflanzen mit solchen Wasserkelchen auch sich bedeutend mehren wird. Wenn ich nun aber eine Beschreibung einiger solcher Pflanzen geben will, so geschieht es weniger, weil diese nur Beispiele für neue Arten oder gar Repräsentanten einer neuen Familie sind, bei denen ein derartiges Phänomen nachgewiesen werden kann, sondern speziell, weil diese Wasserkelche in ihrer ausgeprägtesten Form einen neuen und bisher weniger berücksichtigten Typus unter den sogen. Wasserkelchen darstellen. Dieser ist dadurch charakterisiert, daß der Wasserkelch als solcher nur während des Fruchtstadiums funktioniert, was auch mit einem — mehr oder weniger — ausgeprägten postfloralen Zuwachs der Kelchblätter zusammenhängt. Wenn man die bisher beschriebenen Fälle von Wasserkelch durchmustert, so wird man finden, daß bei diesen im allgemeinen die Wasserabsonderung ihren Höhepunkt vor der vollen Entwicklung der Geschlechtsorgane erreicht, um nach oder sogar während der Anthese ganz und gar aufzuhören. Bei anderen aber dauert sie länger, nicht nur während der Anthese, sondern auch nachher während des früheren Fruchtstadiums, wie z. B. bei Clerodendron Minahassæ und Juanulloa parasitica (cfr. Koorders l. c., pag. 446). Bei der Pflanze, welche ich nun zuerst beschreiben will, kommt dagegen keine Wasserabsonderung während des Knospenstadiums vor,

diese fängt vielmehr erst nach der Anthese an. Die Pflanze, an welcher ich einen solchen Fall beobachtet habe, ist Stictocardia tiliæfolia (Choisy) H. Hallier, eine Convolvulacee, welche ich auf Ceylon wildwachsend beobachtete und welche seit langem durch den charakteristischen, sehr großen postfloralen Zuwachs der Kelchblätter bekannt ist[1]).

Meine Beobachtungen über den Wasserkelch bei Stictocardia gaben mir natürlich auch Anlaß dazu, des näheren zu untersuchen, ob etwa mehr analoge Fälle aufgefunden werden könnten. Es zeigte sich, daß dieses auch teilweise bei einigen anderen Convolvulaceen der Fall war, obwohl hier bei weitem nicht so ausgeprägt wie bei Stictocardia tiliæfolia. In diesem Zusammenhange will ich auch über die Kelchblätter einiger anderen von mir beobachteten Convolvulaceen berichten, welche für die Beurteilung der Entstehung der Wasserkelche ein gewisses Interesse darzubieten scheinen.

Das Vergleichsmaterial zu diesen Untersuchungen habe ich in den botanischen Gärten zu Peradeniya auf Ceylon und Buitenzorg auf Java beobachtet und gesammelt. Die anatomischen Untersuchungen sind alle an Spiritusmaterial nach der Rückkehr in Upsala ausgeführt worden.

Für das wohlwollende Entgegenkommen, welches mir während meines Aufenthaltes in diesen wissenschaftlichen Tropengärten erwiesen wurde, ist es mir eine angenehme Pflicht, den Direktoren der genannten Gärten, den Herren J. C. Willis und Dr. M. Treub, hier meinen besten Dank auszusprechen.

Der postflorale Wasserkelch von Stictocardia tiliæfolia (Choisy) H. Hallier.

Während einer Exkursion in die Umgebungen der Stadt Galle an der Südküste von Ceylon fand ich diese schöne Schlingpflanze in reichen Festons hängend in den Baumzweigen neben der Straße bei einem kleinen singalesischen Dorf. Blüten waren spärlicher vorhanden, aber um so mehr fielen ins Auge die großen grünen Früchte von der Größe eines kleinen Apfels. Bei einer näheren Prüfung stellte sich jedoch sofort heraus, daß man es hier eigentlich nicht mit einer Frucht zu tun hat, sondern daß es die nach dem Blühen großartig heranwachsenden Kelchblätter rings um die Frucht sind, welche diese Bildung verursachen. Diese ist daher wohl besser als eine Scheinfrucht zu charakterisieren. Was aber meine Aufmerksamkeit besonders erregte, war, daß diese

1) Die Bestimmung dieser Pflanze verdanke ich Herrn Dr. H. Hallier in Hamburg.

ganze Bildung sehr saftig und die Höhlung selbst zwischen der Frucht und den Kelchblättern von einer wasserhellen Flüssigkeit ganz ausgefüllt war, welche auch manchmal ein bißchen schleimig war. Der Wassergehalt war nicht gerade unbedeutend, und bei Druck auf die Kelchblätter wurde er in klaren Tröpfchen abgegeben. Da zu dieser Zeit (Ende Dez.) im südwestlichen Ceylon der Niederschlag schon anfängt spärlicher zu werden und außerdem seit mehreren Tagen überhaupt kein Regen gefallen war, so war die Möglichkeit ganz ausgeschlossen, daß man es

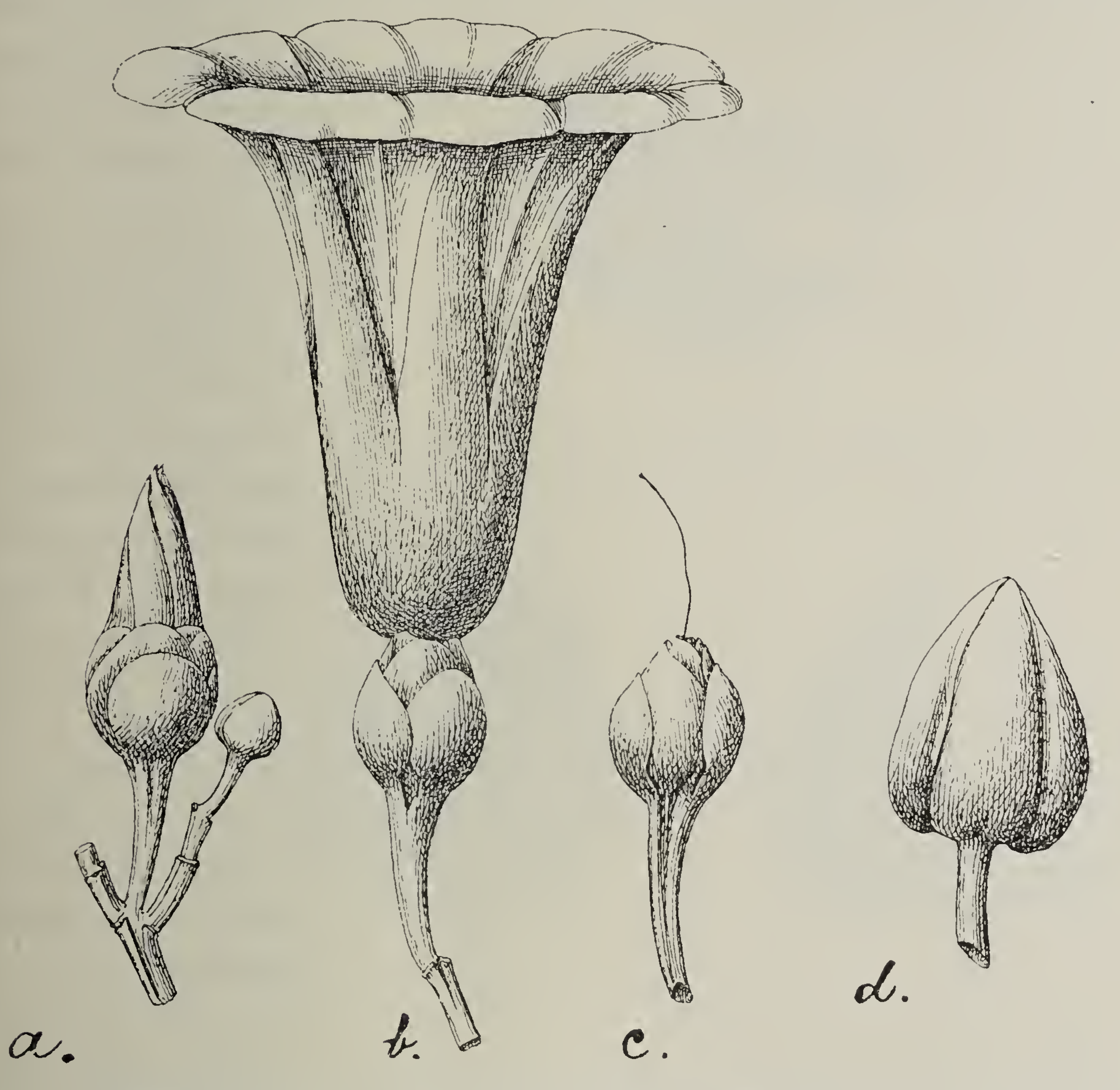


Fig. 1. Stictocardia tiliæfolia. *a* Knospen; *b* Blüte; *c* nach der Anthese, Krone weggefallen; *d* junge Frucht mit heranwachsenden Kelchblättern (1×1).

hier mit etwa von außen auf irgend eine Weise aufgefangenem Regenwasser zu tun hatte. Schon eine oberflächliche anatomische Untersuchung zeigte auch, daß besonders die Innenseite der Kelchblätter mit Gruppen von großen schüsselförmigen Haaren — wahrscheinlich Hydatoden — dicht besetzt war, so daß es sich hier unzweifelhaft um von der Pflanze selbst ausgeschiedenes Wasser handelte. Der Wassergehalt schien jedoch gewissen Schwankungen unterworfen zu sein. So z. B.

waren die im Buitenzorger Garten kultivierten Exemplare von Stictocardia tiliæfolia nicht so wasserhaltig wie die ceylanischen wildwachsenden Pflanzen. Dagegen waren sie sehr schleimig. In Buitenzorg befanden sich aber die Exemplare auf einem viel mehr fortgeschrittenen Fruchtstadium, so daß wahrscheinlich die Verschiedenheit hierauf beruht.

Die Blütenknospen dagegen waren nicht wasserhaltig, weder vor noch während der Anthese. Da diese Pflanze hierdurch von allen bisher beschriebenen Fällen von Wasserkelch abweicht, habe ich geglaubt, daß eine eingehendere Beschreibung von Interesse sein dürfte.

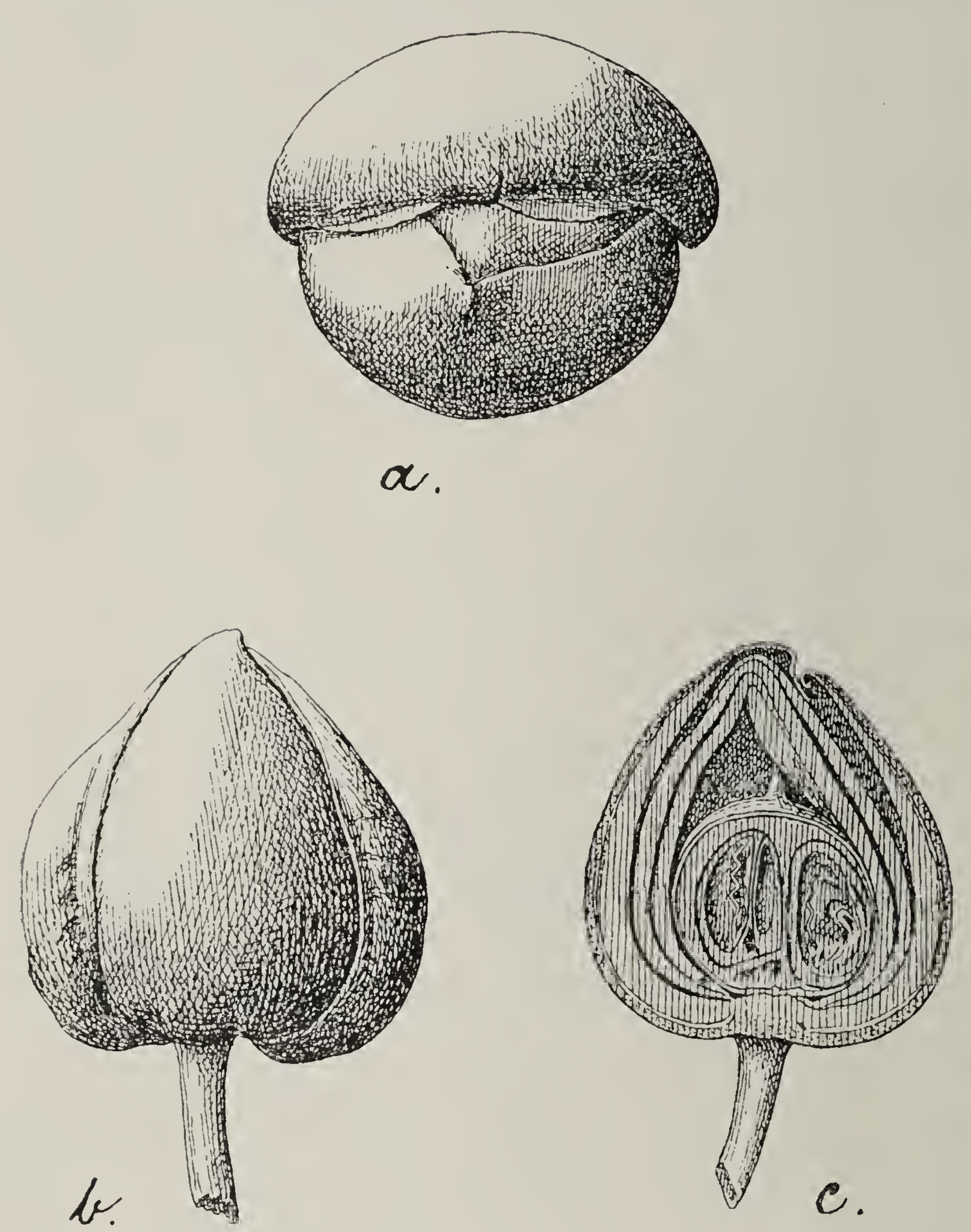


Fig. 2. Stictocardia tiliæfolia. *a* Frucht mit ausgewachsenen Kelchblättern von oben gesehen; *b* do. von der Seite; *c* do. durchschnitten, die Höhlung rings um die Frucht mit wässriger Flüssigkeit ausgefüllt (1×1).

An Fig. 1 und 2 kann die Entwicklung des Blütenkelches in ihren Hauptzügen studiert werden. Der cymöse Blütenstand ist sehr wenigblütig, und die kleinen Hochblätter fallen frühzeitig ab, spielen also keine hervorragende Rolle im Leben der Pflanze. Durch die hervorwachsende Blumenkrone werden die jungen Kelchblätter voneinander gedrängt, und in voller Anthese zeigt sich die Blüte wie auf Fig. 1 *b*. Die Blumenröhre ist trichterförmig und hat eine deutliche Hervorwölbung dicht oberhalb der Kelchblätter. Nach der Anthese fällt die Krone ab (Fig. 1, *c*), und die Kelchblätter fangen an, sich wieder zusammenzuschließen (Fig. 1, *d*). Nun beginnen diese gleichzeitig zu wachsen, und wenn die Frucht ihre volle Größe erreicht hat, haben sie ein Aussehen wie auf Fig. 2. Die äußersten ähneln einem Paar in-

einandergefügter Muschelschalen. Besondere Vorrichtungen zum Verschluß der Kelchblätter miteinander entweder durch Haarbildungen oder durch Sekretabsonderung, wie das oft der Fall ist bei anderen Wasserkelchen, kommen hier nicht vor. Dagegen sind manchmal die Ränder ein wenig zurückgerollt (Fig. 1, *c*), was ja dazu beiträgt zu verhindern, daß das Wasser abfließt. Auf diesem Stadium bleiben nun die Kelchblätter, bis die Frucht ihre volle Reife erreicht hat. Dann beginnen die Kelchblätter zu schrumpfen und zusammenzutrocknen, wobei sie sich auch schließlich öffnen, so daß die Frucht selbst sichtbar wird.

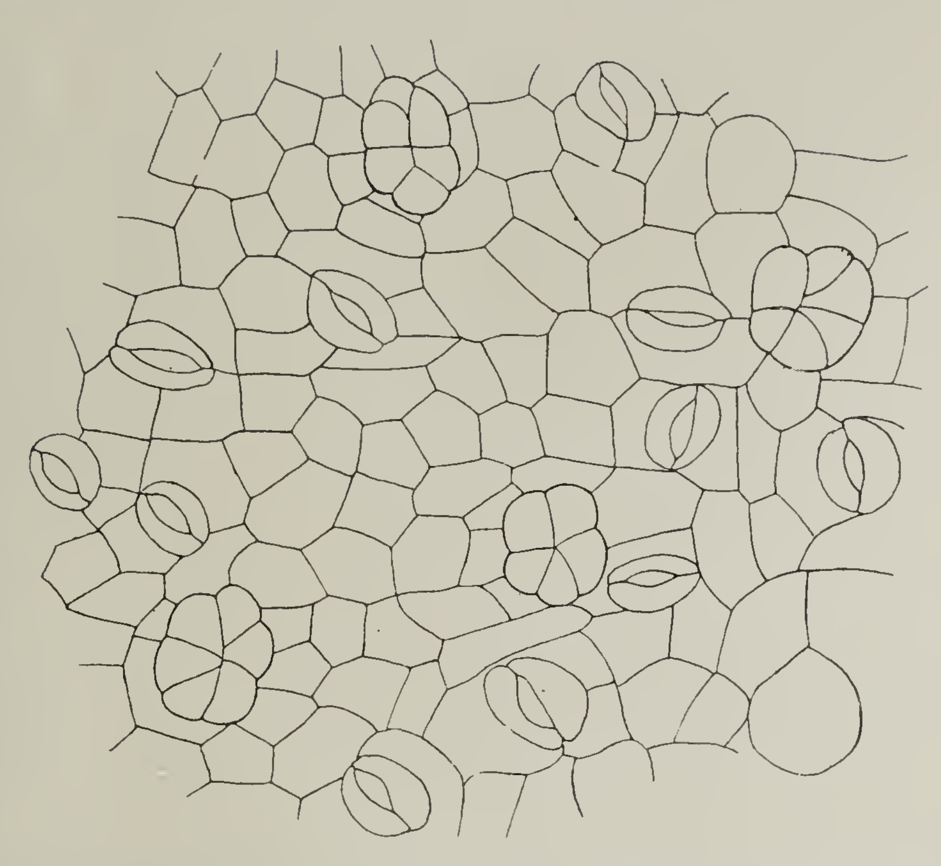


Fig. 3. Stictocardia tiliæfolia. Köpfchenhaare an der Außenseite der Kelchblätter (360×1).

Untersucht man nun des näheren den Bau der Kelchblätter, so findet man sehr zahlreiche schildförmige Köpfchenhaare sowohl auf der Außenseite (der morphologischen Unterseite) wie auf der Innenseite (der morphologischen Oberseite). In bezug auf ihre Lage und Verteilung besteht eine bedeutende Verschiedenheit zwischen Außenseite und Innenseite. Während die Haare auf der Außenseite (Fig. 3) ziem-

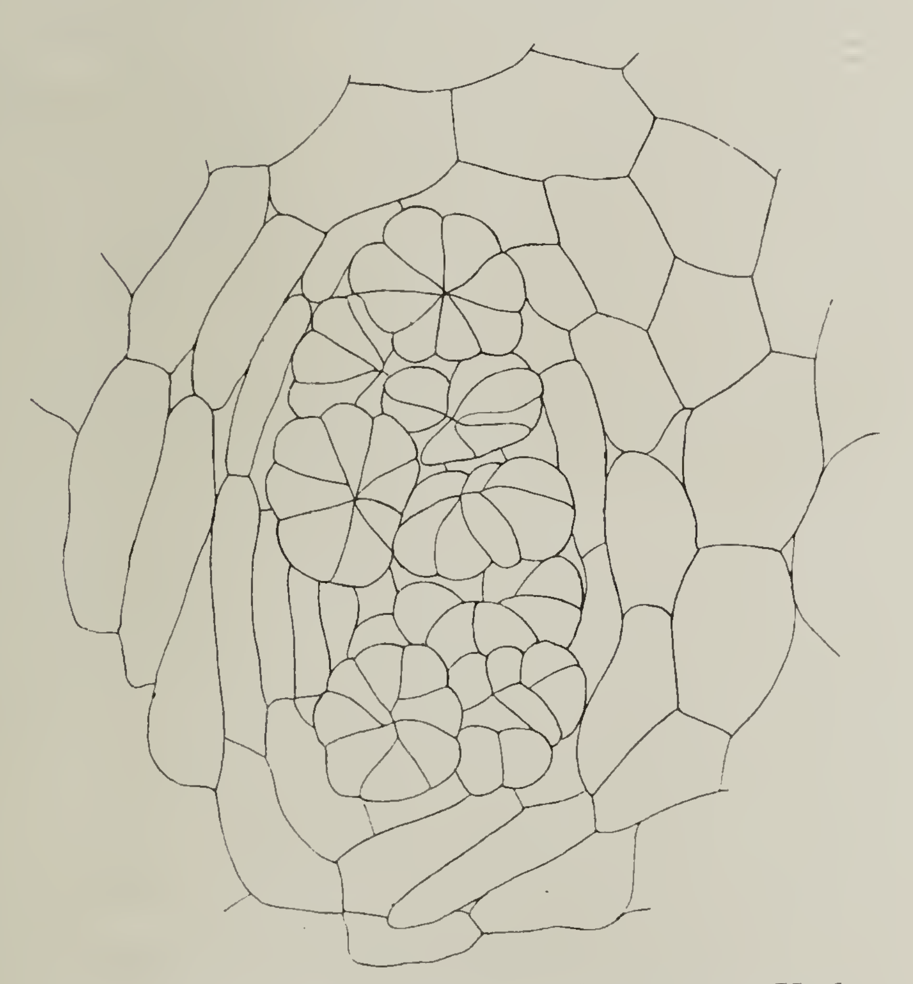


Fig. 4. Stictocardia tiliæfolia. Gruppe von Hydatoden an der Innenseite der Kelchblätter, Knospenstadium (360×1).

lich gleichförmig über die ganze Blattfläche verteilt sind, sind sie auf der Innenseite (Fig. 4), jedenfalls im Knospenstadium, in sehr deutlichen, schon dem bloßen Auge sichtbaren Gruppen angesammelt. Dieser Verschiedenheit der Anordnung entspricht auch eine Ungleichzeitigkeit der Entwicklung. Untersucht man ein Kelchblatt (z. B. mit dem jüngsten anfangend) bei einer Knospe eben vor der Entfaltung der Blumenblätter, also ein wenig jünger als das Stadium in Fig. 1, *a*, so zeigt sich die Außenseite (Fig. 3) mit zahlreichen Spaltöffnungen, aber auch mit vielen sehr kleinen Köpfchenhaaren versehen. Ihre Köpfchenzellen sind klein. Sie scheinen schon das Maximum ihrer Entwicklung erreicht zu haben, und mehrere sind nun schon schwarzbraun, haben ihr Plasma verloren und sind im Absterben. Die Innenseite dagegen zeigt folgendes Aussehen (Fig. 4): Spaltöffnungen fehlen, wie das gewöhnlich der Fall ist bei Wasserkelchen mit reichlicher Wasserabsonderung während des Knospenstadiums, wie bei Spathodea campanulata und Clerodendron Minahassæ (Koorders, p. 450). Dieses kann jedoch nicht als ausnahmslose Regel aufgefaßt werden. So erwähnt Koorders, daß bei anderen Wasserkelchen die Spaltöffnungen auf der Innenseite der Kelchblätter nur hinsichtlich der Anzahl reduziert oder in ihrer Entwicklung verspätet sind. Die Trichome der Innenseite, welche, wie unten gezeigt wird, als Hydatoden funktionieren, sind in scharf begrenzten Gruppen vereinigt, welche in das übrige Gewebe ein wenig eingesenkt sind (Fig. 4, 7). Die Zellen rings um jede Gruppe liegen sogar in konzentrischen Reihen. Die Hydatoden selbst sind kaum ausgewachsen; sie stehen so dicht, daß sie gegeneinander gepreßt werden. Ihre Zellen haben reichlichen hyalinen, plasmatischen Inhalt, die Wände aber sind dünn und sehr schwach verdickt. Alle Kelchblätter scheinen auf demselben Entwicklungsstadium zu stehen, die inneren vielleicht ausgenommen, welche von den äußeren bedeckt sind und nicht so zahlreiche Köpfchentrichome auf ihren Außenseiten haben, welche Trichome außerdem in ihrer Entwicklung noch nicht so weit vorgeschritten scheinen. Jedenfalls sind sie nicht im Absterben begriffen wie diejenigen, welche direkt der Außenwelt exponiert worden sind. Die Hydatoden auf der Innenseite der inneren Kelchblätter scheinen sich betreffs ihrer Entwicklung von denen der äußersten Kelchblätter wenig zu unterscheiden. Nur an den allerinnersten sind jüngere Entwicklungsstadien überwiegend.

Je nachdem die Kelchblätter nach der Anthese zu wachsen anfangen, beginnen auch die Hydatodengruppen Veränderungen zu erfahren. Schon frühzeitig kann man beobachten (Fig. 5), wie durch inter-

kalare Teilungen in der Oberhaut die Zwischenräume sowohl zwischen den Hydatodengruppen wie den einzelnen Hydatoden bedeutend vergrößert werden. Auf vollentwickeltem Fruchtstadium (Fig. 6) sind die Hydatoden vollständig isoliert voneinander. Gleichzeitig haben sie auch bezüglich der Größe sehr bedeutend zugenommen und besonders bezüglich der Anzahl der Köpfchenzellen, wie aus einem Vergleich zwischen Fig. 4, 5 und 6 hervorgeht, welche alle mit derselben Vergrößerung gezeichnet sind. Es ergibt sich hieraus — was ja auch zu erwarten war — daß die Entwicklung der Hydatoden im engsten Zusammenhange mit der Wasserabsonderung steht; wie nämlich auf dem Knospenstadium und während der Anthese im Kelche keine Wasserabsonderung stattfindet, diese vielmehr erst auf dem Fruchtstadium beginnt, so erreichen auch die Hydatoden selbst auf der Innenseite der Kelchblätter ihre volle Entwicklung erst während eben dieses Stadiums. Die auf der Außenseite des Kelches befindlichen Trichome, welche wahrscheinlich nicht als Hydatoden funktionieren, haben dagegen schon während des Knospenstadiums ihre volle Größe erreicht und scheinen nach der Anthese eher im Regreß und Absterben zu sein. Ähnliche Beobachtungen über ungleichzeitige Entwicklung bei Trichomen von gleichartigem Bau der Außen- und Innenseite hat Koorders an Clerodendron Minahassæ gemacht. Auch Crescentia Cujete, Parmentiera cerifera, Stereospermum hypostictum und Kigelia pinnata haben solche Trichome, welche auf der Außenseite als Schuppen funktionieren und als solche frühzeitig ihr Plasma und ihren Kern verlieren, während sie auf der Innenseite Hydatoden sind und als solche ganz lebenskräftig bedeutend länger funktionieren.

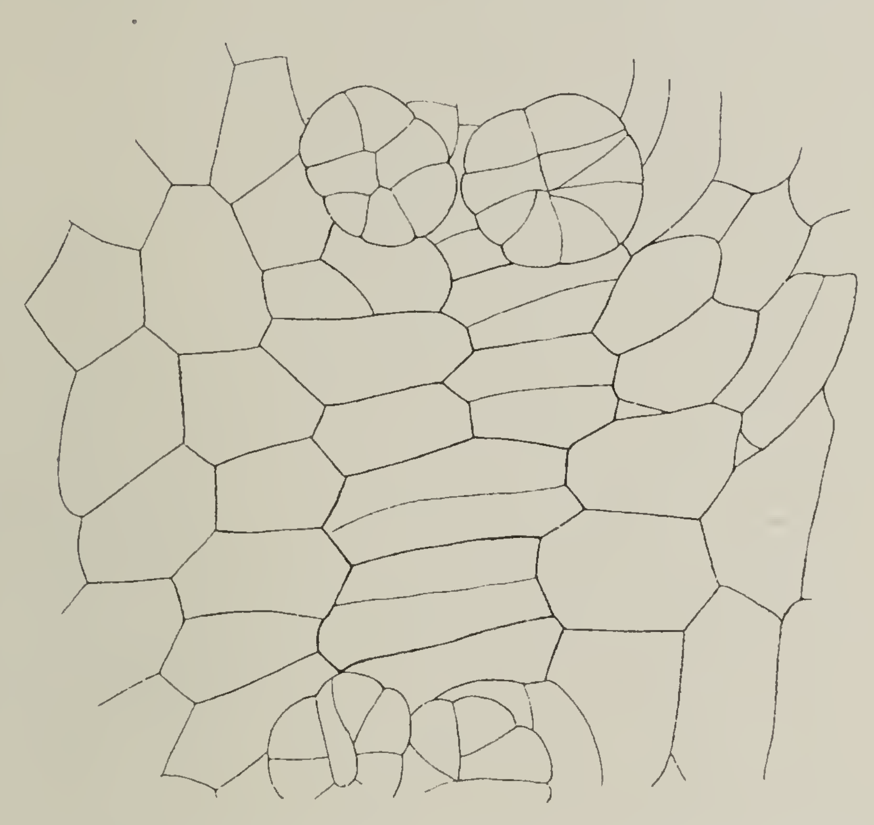


Fig. 5. Stictocardia tiliæfolia. Interkalare Zellteilungen zwischen den Hydatoden an der Innenseite der anwachsenden Kelchblätter (360×1).

Diese als Hydatoden funktionierenden Haarbildungen haben folgenden Bau (Fig. 7). Der über der Blattebene hervorragende Teil, das Köpfchen, besteht aus einer je nach dem Alter der Hydatoden schwan-

kenden Anzahl von Zellen, welche ein schildförmiges Organ bilden. Diese Zellen sitzen alle auf einer sehr stark kutikularisierten Stielzelle, diese aber steht in unmittelbarer Verbindung mit den Fußzellen, welche in gleicher Höhe mit der Epidermis liegen. Diese letztgenannten Zellen weichen von den andern naheliegenden Zellen des Blattgewebes durch ihre äußerst dünnen Wände und ihren reichen, plasmatischen Inhalt ab. Sie sind gewöhnlich durch Teilung aus einer entstanden. Manchmal hat die Hydatode die ganze Zeit nur eine Fußzelle. Man kann leicht auf Fig. 7, *c* beobachten, wie ihre Form es ermöglicht, daß so viele von den subepidermalen Zellen wie nur möglich mit den Fußzellen in Verbindung treten, wodurch die Wasserabgabe befördert wird.

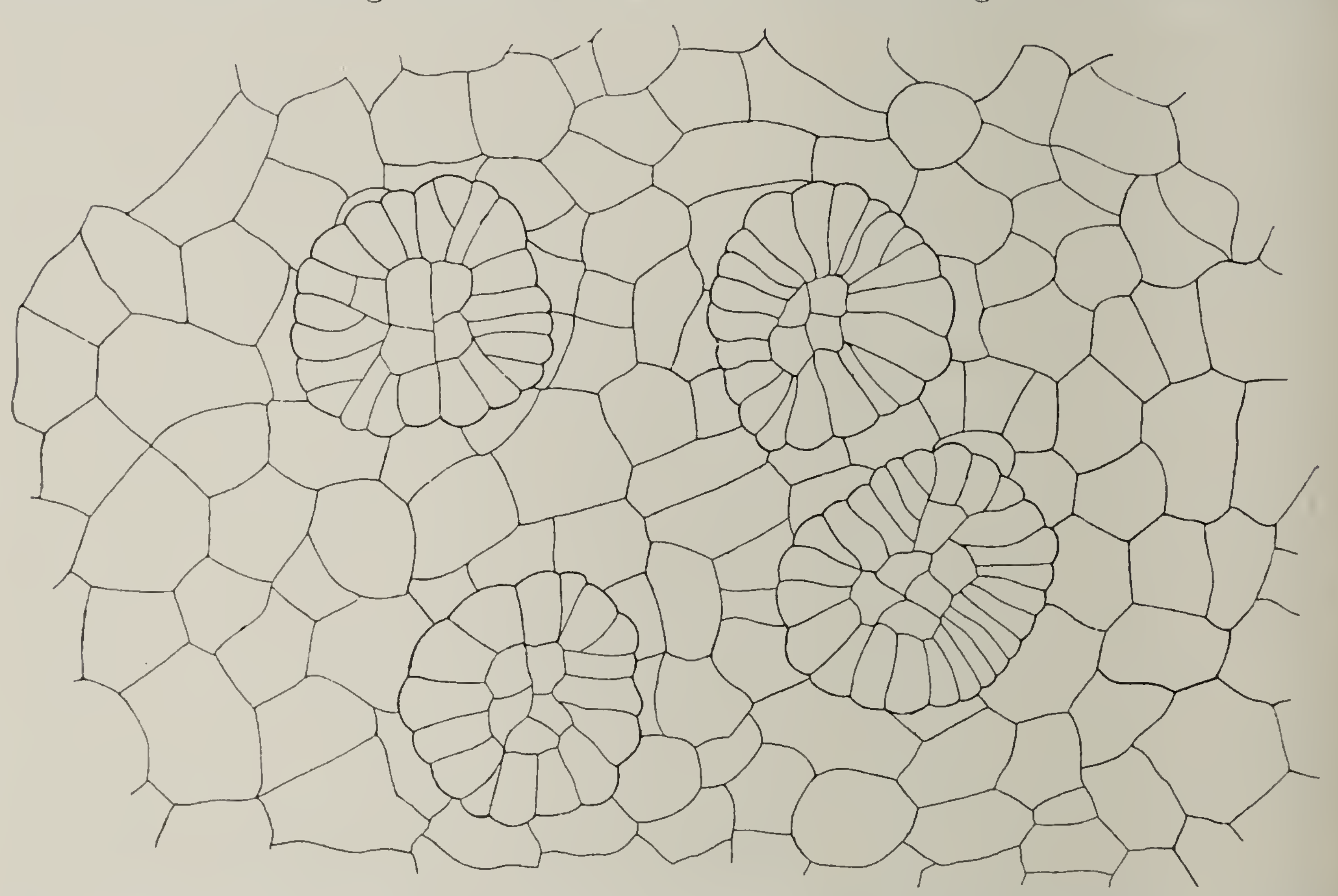


Fig. 6. Stictocardia tiliæfolia. Ausgewachsene Hydatoden an der Innenseite der Kelchblätter während des Fruchtstadiums (360×1).

Die Verbindung zwischen den Fußzellen und den Köpfchenzellen findet durch die Stielzelle statt, welche durch ihre dicken, sehr stark kutikularisierten Seitenwände ausgezeichnet ist. Diese Stielzelle bildet gleichsam einen festen Zylinder, welcher den schildförmigen Teil der Hydatode trägt. Die Köpfchenzellen sind von wechselnder Anzahl und Größe je nach dem Alter der Hydatode. Gleich wie die übrigen Zellen haben sie reichlichen plasmatischen Inhalt und große Zellkerne. Bemerkenswert ist, daß diese Zellen hier wie bei so vielen anderen Wasserdrüsen sehr stark kutikularisiert sind. Dies scheint in Widerspruch mit ihrer Funktion als Wasserabsonderungsorgane zu stehen, da ja die Kutikula allgemein als mehr oder weniger undurchlässig für

Wasser angesehen wird. Koorders hat sich in seiner Arbeit ausführlich mit diesem Kapitel beschäftigt. Er hat ja auch manchmal zahlreiche Beispiele für eben diesen Hydatodentypus beobachtet, von dem er auch sehr instruktive Abbildungen geliefert hat. Nach eigenen Beobachtungen und Angaben und solchen anderer Verfasser (Pfeffer, Stadler, Haberlandt, Schimper, Schniewind-Thies u. a.) über die Permeabilität der Kutikula für Wasser und Lösungen kommt Koorders zu dem Resultate, daß bei den Hydatoden die Absonderung direkt durch die homogene Kutikula, in welcher überhaupt keine Porenbildungen beobachtet werden können, stattfindet. Da eingehende und endgültige Untersuchungen bisher über die chemische Natur kutikularisierter Membranen nicht vorliegen, könnte man sich natürlich die Möglichkeit denken, daß diese hinsichtlich der Durchlässigkeit sehr bedeutende Verschiedenheiten aufweisen könnten. Dieses wird ja auch bestätigt durch die Beobachtungen Haberlandts über gewisse chemische Abweichungen, welche die kutikularisierte Hydatodenwand von der Kutikula der Epidermis bei Bignonia brasiliensis zeigt. Diesem zufolge wird auch Haberlandt zu der Annahme geführt, daß die Kutikula der Hydatode von Bignonia brasiliensis einen andern chemischen Charakter hat, was den Erklärungsgrund für ihre Permeabilität abgeben dürfte. Betreffs der kutikularisierten Wände der Schüsselnektarien bei Parmentiera cerifera und Crescentia Cujete konnte aber Koorders feststellen, daß „sie mit tüpfelartigen, verdünnten, aber nicht perforierten Stellen“ versehen (l. c. pag. 462) waren. Diese Poren kommen nur an solchen Stellen vor, wo Sekretion stattfindet, wie in der oberen Kutikula. Aber schon 1894 hatte

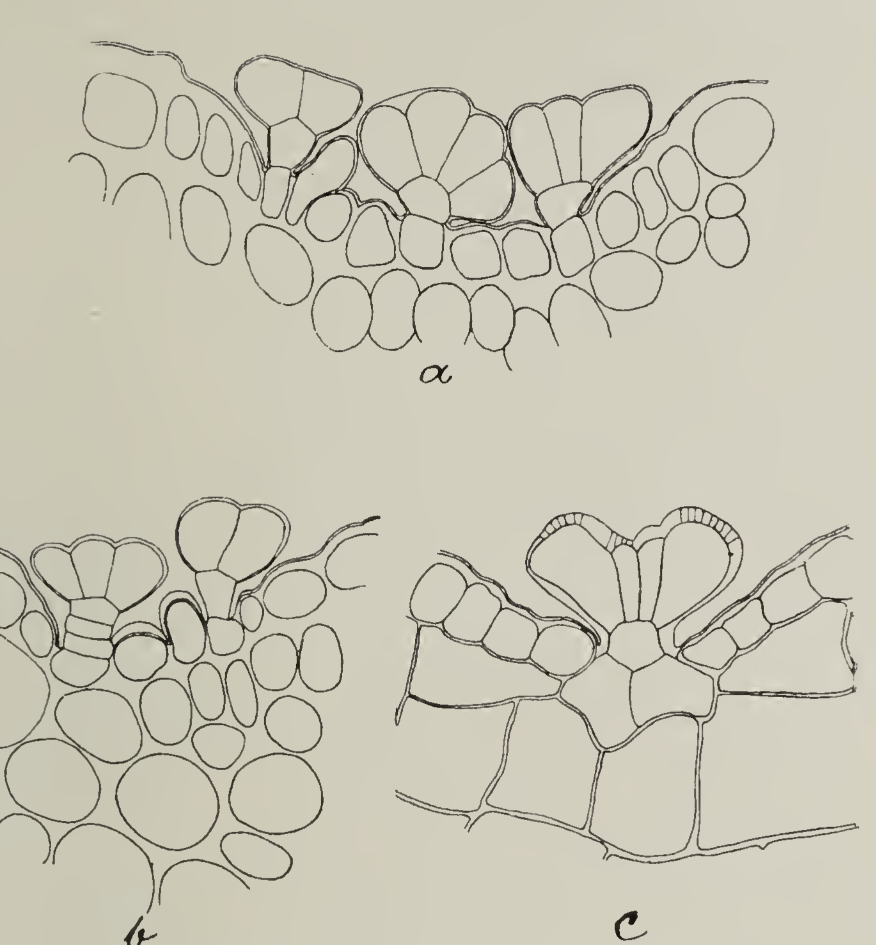


Fig. 7. Stictocardia tiliæfolia. Hydatoden an der Innenseite der Kelchblätter, *a* und *b* während des Knospenstadiums teilweise noch in Entwicklung; *c* im Fruchtstadium, mit Eau de Javelle behandelt und die poröse Kutikula zeigend. (*a* und *b*: 360×1; *c*: 630×1.)

Haberlandt eine Hydatode mit siebartig durchlöcherter Kutikula bei Anamirta Cocculus beschrieben und abgebildet. Bei dieser Pflanze kann nämlich die Hydatodenspitze entweder der Kutikula ganz entbehren oder auch eine solche, aber eine perforierte, haben. In seiner Arbeit über „Sinnesorgane im Pflanzenreich" hat Haberlandt (1901) seitdem weitere wichtige Beobachtungen über perforierte Kutikula bei den Drüsen von Drosophyllum lusitanicum mitgeteilt. Nach Behandlung mit Eau de Javelle konnten bei stärkster Vergrößerung sehr feine Poren wahrgenommen werden, und Haberlandt liefert auch von solchen eine Abbildung in Fig. 12, Taf. IV. Bei Drosera rotundifolia ist auch nach Haberlandt eine solche Porosität sehr wahrscheinlich, wenn auch noch nicht mit Sicherheit festgestellt. Seitdem hat auch Fenner in einer Abhandlung über einige Insektivoren festgestellt, daß Poren in den Kutikularschichten der Drüsen der Blätter von Pinguicula vulgaris vorkommen, wie er auch die Beobachtungen Haberlandts betreffs Drosophyllum bestätigt.

Diese Angaben veranlaßten mich, des näheren nachzuforschen, ob Poren vielleicht in den Hydatoden bei Stictocardia tiliæfolia nachgewiesen werden könnten. Mikrotomschnitte wurden einer mehrstündigen Einwirkung von Eau de Javelle ausgesetzt. Nach vorsichtiger Abspülung und Behandlung mit Chlorzinkjod gelang es mir auch, porenähnliche Spaltungen in der Kutikula zu beobachten (Fig. 7, c). Hierfür sind aber speziell günstige Schnitte und starke Vergrößerung erforderlich. Sie erscheinen als schwach dunklere Spalten in den Außenwänden der Köpfchenzellen. Ob wirkliche Mündungen durch die Wand vorkommen, mag jedoch dahingestellt bleiben. Anderseits aber kann man manchmal auf Flächenschnitten feine Punkte auf der Kutikula wahrnehmen, welche wohl wahrscheinlich die Mündungen dieser Poren sind. Da die Präparate nach der Behandlung mit Eau de Javelle sehr zerbrechlich und schwer hantierlich werden, ist der Nachweis der Poren etwas mühsam. Jedenfalls geht aus meinen Beobachtungen hervor, daß in diesem Falle die Wasserabsonderung der Hydatoden durch eine mehr oder weniger dicke Kutikula in Zusammenhang mit porenähnlichen Bildungen in der Kutikula steht, wie dies auch der Fall ist mit anderen Drüsen, z. B. bei Drosophyllum und Drosera. Die Lücke in der Beweisführung, welche darin liegen würde, daß ich nicht an lebendigem Material dieser Pflanze direkt auf experimentelle Weise die Wasserabsonderung studiert habe, spielt wohl keine Rolle, da man bei einer vergleichenden Untersuchung dieser Bildungen und anderer Hydatoden

nicht gut bezweifeln kann, daß die reichliche Sekretion eben durch dieselben vor sich geht.

Die Entwicklungsgeschichte der Hydatoden ist aus Fig. 7 ersichtlich, welche verschiedene Stadien von Hydatoden junger Kelchblätter zeigt. Fig. 7 *a*, *b* zeigt, wie eine Epidermiszelle schon frühzeitig, durch ihre wohlentwickelte Kutikula ausgezeichnet, sich hervorwölbt. Diese Zelle teilt sich dann durch tangentiale Wände, wodurch die Stielzelle von der Fußzelle unten und von der Anlage der Köpfchenzellen oben abgegrenzt wird. Bisweilen können sich mehrere solche tangentiale Wände bilden (Fig. 7 *b*), wo dann die Stielzelle der Hydatode mehrzellig wird. Dann teilt sich auch die Spitzenzelle, so daß sie vielzellig wird, welche Vielzelligkeit weiter noch durch tangentiale Tei-

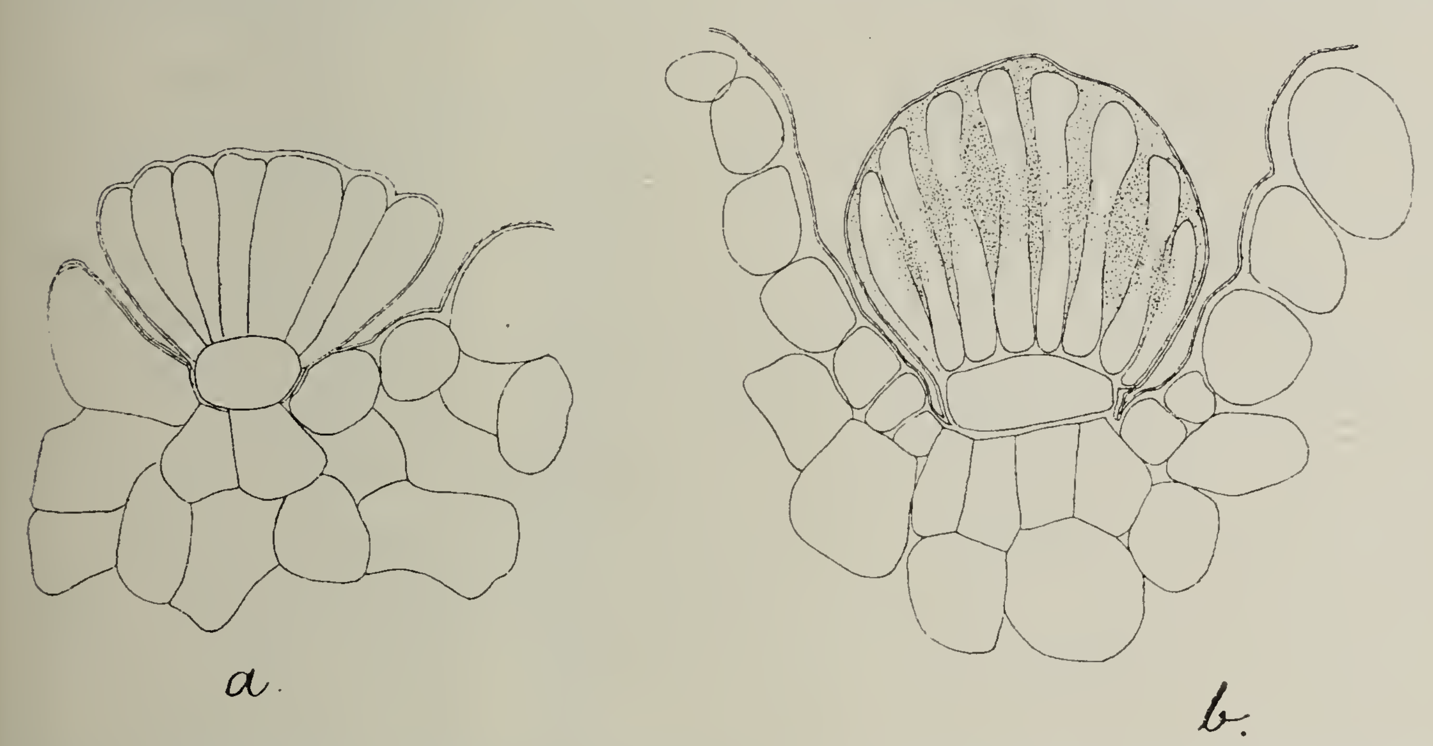


Fig. 8. Stictocardia tiliæfolia. Drüsenhaare an der Unterseite des Laubblattes, *a* Jugendstadium, *b* vollentwickeltes Stadium, die verschleimten Seiten- und Außenwände schraffiert (360×1).

lungen vermehrt wird, so daß die ausgewachsenen Hydatoden eine so große Köpfchenpartie wie in Fig. 6 haben. So groß werden niemals die im übrigen betreffs Bau und Entwickelung mit den Hydatoden gleichartigen, aber als Schuppen funktionierenden Trichome auf der Außenseite der Kelchblätter.

Zum Vergleich mögen hier auch die Trichombildungen des Blattes erwähnt werden. Stictocardia ist seit langem bekannt durch ihre ungewöhnlich großen, schon mit bloßem Auge erkennbaren Drüsenhaare (Fig. 8). Diese kommen nur auf der Unterseite des Blattes vor. Auf der Oberseite finden sich ebenfalls Trichombildungen, aber weit spärlicher, und sie erreichen niemals die Größe und Form wie diejenigen der Unterseite. Sie haben dagegen mehr ein Aussehen gleich dem der

Schuppen auf dem Kelchaußenrand. Ob sie außerdem auch als Hydatoden funktionieren können, mag dahingestellt bleiben. Aber das tun mit Sicherheit nicht die großen Drüsen auf der Unterseite der Blätter. Diese schließlich tief eingesenkten Bildungen (Fig. 8 b) werden wie die anderen Haare angelegt, denen sie im Anfang auch ähneln (Fig. 8 a); sie sind dann mehr oder wenig schildförmig. Bald aber tritt eine starke Verdickung nebst Verschleimung in den Seiten- und Außenwänden innerhalb der Kutikula ein (Fig. 8 b), wie das ja gewöhnlich der Fall bei Colleteren ist. Im Zusammenhange hiermit ändert sich auch die Form des Haares mehr und mehr zur Kugelform. Das schleimige Sekret wird von Chlorzinkjod gelbbraun gefärbt und hebt sich daher auch scharf gegen die blauen Cellulosewände ab. Wie der Schleim austritt, kann ich nicht mit Sicherheit entscheiden, manchmal aber sind die Gruben in dem Blattgewebe rings um die Drüse mit solchem Sekret angefüllt. Wahrscheinlich birst die Kutikula, wie das der Fall ist bei anderen Colleteren. Jedenfalls kann man bei diesen Colleteren nach längerer Behandlung mit Eau de Javelle nicht mehr etwaige Poren oder Spalten in der sehr dünnen Kutikula beobachten. Hierin besteht also ein wesentlicher Unterschied zwischen diesen als Colleteren funktionierenden Haaren auf der Unterseite des Blattes und jenen als Hydatoden dienenden auf der Innenseite der Kelchblätter. Der ersten Entwicklung nach morphologisch gleichartig, sind also alle Trichome bei Stictocardia aus demselben Typus abzuleiten. Sie sind ein neues Beispiel für den engen genetischen Zusammenhang, wie ihn Koorders als charakteristisch für so viele Schuppen, Hydatoden, Nectarien und Colleteren hervorgehoben hat.

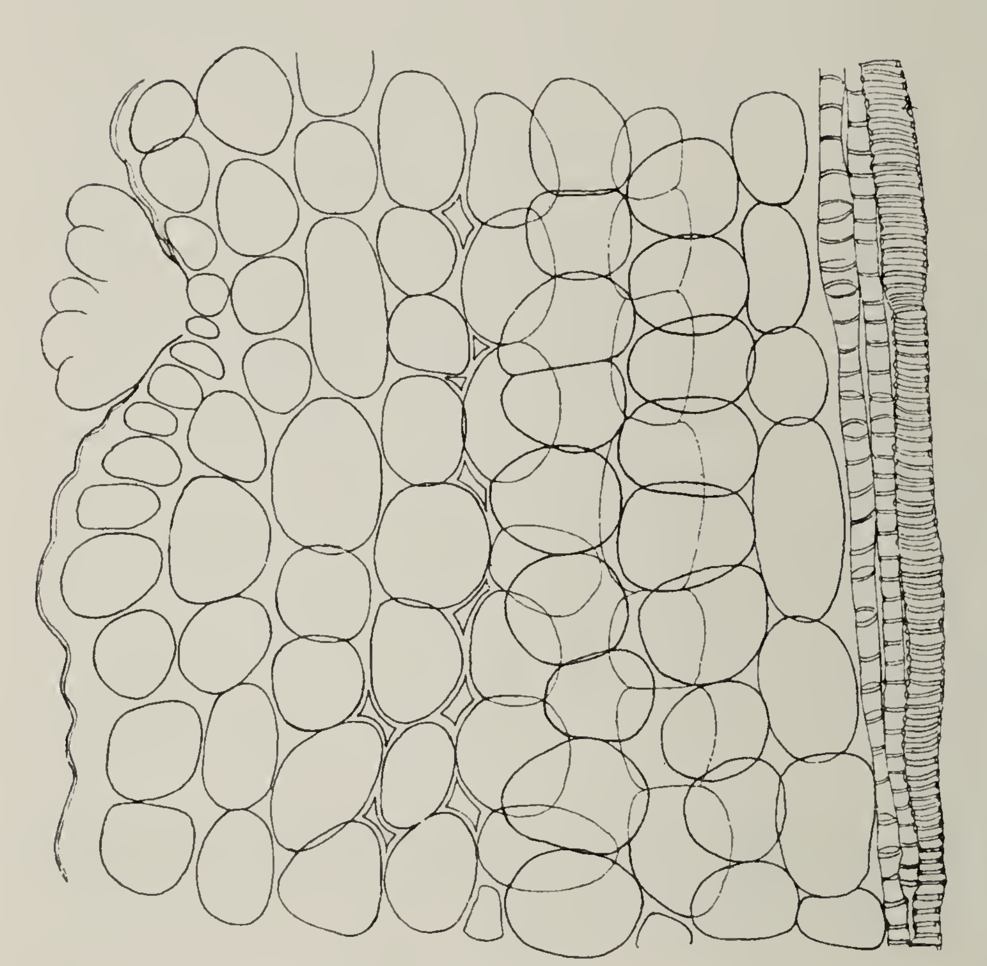


Fig. 9. Stictocardia tiliæfolia. Längsschnitt durch Kelchblatt, Innenseite, Knospenstadium (360×1).

Es seien nun auch die sekundären anatomischen Veränderungen in den Kelchblättern nebst ihrem Dickenzuwachs erwähnt. Auf dem Knospenstadium sind alle Kelchblätter untereinander ungefähr gleichförmig in bezug auf die Dicke. Der Querschnitt beträgt ungefähr 1—1,5 mm. Das Kelchblatt ist in seiner Mitte von einem Gefäßbündel durchzogen, und das Gewebe außen ist ein ziemlich kleinzelliges, parenchymatisches Assimilationsgewebe mit isolierten einzelnen Trichomen. Innerhalb des Gefäßbündels dagegen kommt ein ziemlich großzelliges Gewebe von mehr meristematischer Natur vor (Fig. 9). Chromatophoren fehlen, und die Zellen haben hyalinen Inhalt. Sie liegen in deutlichen Längsreihen mit langen Interzellularräumen hier und da zwischeneinander. Die Mächtigkeit dieses Gewebes ist bedeutend geringer als die des Gewebes

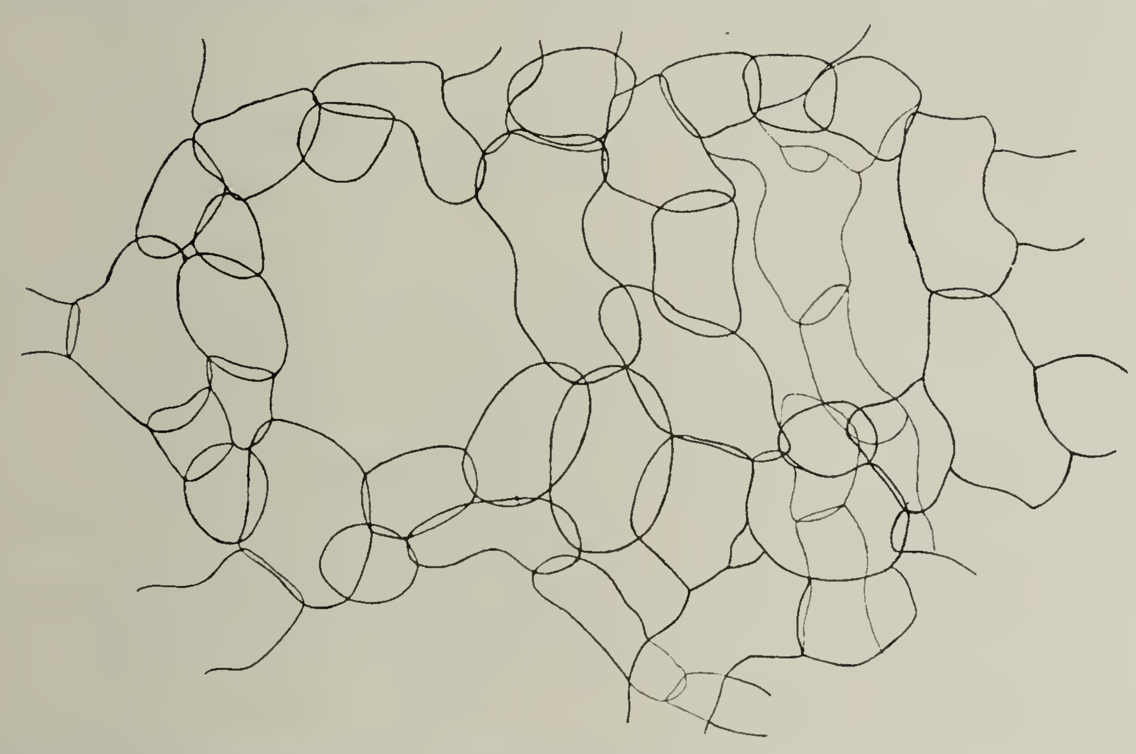


Fig. 10. Stictocardia tiliæfolia. Längsschnitt durch Kelchblatt, Innenseite, aërenchymatisch schwammartig ausgewachsen, Fruchtstadium (270×1).

außerhalb des Gefäßbündels und verhält sich zu dieser wie 1 : 3. Wenn nun die Kelchblätter wachsen, so ist die Dickenzunahme ausschließlich dem innerhalb des Gefäßbündels gelegenen Teile zuzuschreiben, während das Gewebe außen hinsichtlich der Dicke ganz unverändert bleibt. Während das Kelchblatt auf dem Fruchtstadium ungefähr 3—4 mm dick ist, also 3—4 mal dicker als auf dem Knospenstadium, so ist der Teil außerhalb des Gefäßbündels von ungefähr genau derselben Größe, sowohl auf dem Knospen- wie auf dem Fruchtstadium. Der Zuwachs kommt also ganz und gar dem Gewebe innerhalb des Gefäßbündels zu, welches Gewebe bis zu 10 mal dicker als während des Knospenstadiums wird. Dieser starke Zuwachs ist nun nahezu ausschließlich einer Streckung der Zellen zuzuschreiben. Ein Schnitt durch das Gewebe auf diesem Stadium (Fig. 10) zeigt ein lakunöses Gewebe

mit oft armähnlich ausgedehnten Zellen mit großen Interzellularräumen. Die Zellen erinnern bezüglich der Form an die, welche im Markparenchym vieler Gräser und Halbgräser gefunden werden. Das Ganze bildet ein sehr schwammiges, an Ärenchym erinnerndes Gewebe. Eigentümlich und bemerkenswert ist, daß auch ein solcher Fall — eine aërenchymatische Ausbildung von solchen Gewebepartien, welche in Berührung mit der Wasserschicht kommen — seine Analogie in einem von Koorders (l. c. pag. 394) untersuchten Wasserkelch, nämlich bei Parmentiera cerifera, hat. Da ist es aber die Blumenkrone, welche große Lakunen in ihrem Gewebe hat, und zwar eben dort, wo dasselbe dem Wasserbad ausgesetzt ist. Koorders sieht hierin eine Bildung, welche die Aufgabe hat, dem von Flüssigkeit umgebenen Teile eine innere Atmosphäre für die Atmung zu geben, in gleicher Weise wie bei den Wasserpflanzen. Die Hydatoden entbehren sowohl auf dem Knospen- wie auf dem Fruchtstadium eines direkten Anschlusses an das Leitungssystem.



Fig. 11. Stictocardia tiliaefolia. Querschnitt durch den inneren Teil der Fruchtwand. Die Frucht ausgewachsen, aber noch nicht ganz reif (360×1).

In diesem Zusammenhange mag auch erwähnt werden, daß in den Wasserkelchen bei Stictocardia Bakterienanhäufungen und Pilzhyphen sehr allgemein sind, wie das bei allen anderen beobachteten ähnlichen Bildungen auch der Fall ist. Schleimige Bakterienanhäufungen kann man beobachten rings um die Hydatoden schon im Knospenstadium. Die Pilzhyphen dagegen habe ich nur während des Fruchtstadiums gesehen. Da die Kelchblätter, wenn das Fruchtstadium eintritt, schon einige Zeit lang getrennt gewesen sind, so ist es ja sehr leicht für Pilzsporen hineinzukommen, die dann nachher einen sehr günstigen Platz für weitere Entwicklung in der Feuchtigkeit zwischen den Kelchblättern haben.

Schließlich mag in diesem Zusammenhange auch mit einigen Worten der Bau der Fruchtwand erwähnt werden. Die Frucht ist eine Schließfrucht mit 4 Samen. Die Fruchtwand ist sehr dünn, bei der Reife pergamentartig hart. Die Hartheit beruht auf einer Steinzellschicht, welche in einer Mächtigkeit von 6—8 Zellreihen auf der Innenseite der Fruchtwand sich entwickelt. Bemerkenswert ist, daß die Verholzung dieser Steinzellen verhältnismäßig sehr spät eintritt. Noch lange nachdem die Fruchtwand schon ihre definitive Größe erreicht hat, läßt sich keine Verholzung konstatieren, nur eine schwach zunehmende Verdickung.

Auf sehr frühzeitigem Stadium hat die Fruchtwand ein Aussehen wie in Fig. 11. Am nächsten innerhalb der Epidermis der Innenseite kann man ein paar Reihen rektangulärer Zellen mit einer schwachen Andeutung von ein wenig verdickten Wänden wahrnehmen. Nach innen davon liegt eine Schicht, in der die Zellen ganz mit großen Calciumoxalatkristallen ausgefüllt sind. Solche kommen bei dieser Pflanze auf einem späteren Stadium, besonders in den Kelchblättern, sehr häufig vor, sie sind aber dann zu Kristalldrüsen angehäuft. Hier sind die Kristalle einzeln und so groß, daß sie manchmal einzeln die ganze Zelle ausfüllen. Werden sie mit Salzsäure gelöst, so kann man leicht beobachten, daß diese Zellen auch an Stärke und Eiweißstoffen sehr reich sind. Nun bleibt so diese Zellenschicht ziemlich lange Zeit, und erst unmittelbar vor der Reife der Frucht tritt die Verholzung der Steinzellschicht ein (Fig. 12). Gleichzeitig scheinen dann auch einzelne sehr große Steinzellen an der Innenseite neugebildet zu werden. Das reichlich angehäufte Baumaterial ist nun verbraucht, und nur spärliche Calciumoxalatkristalle können, wie zwischen den Steinzellen eingesprengt, beobachtet werden.

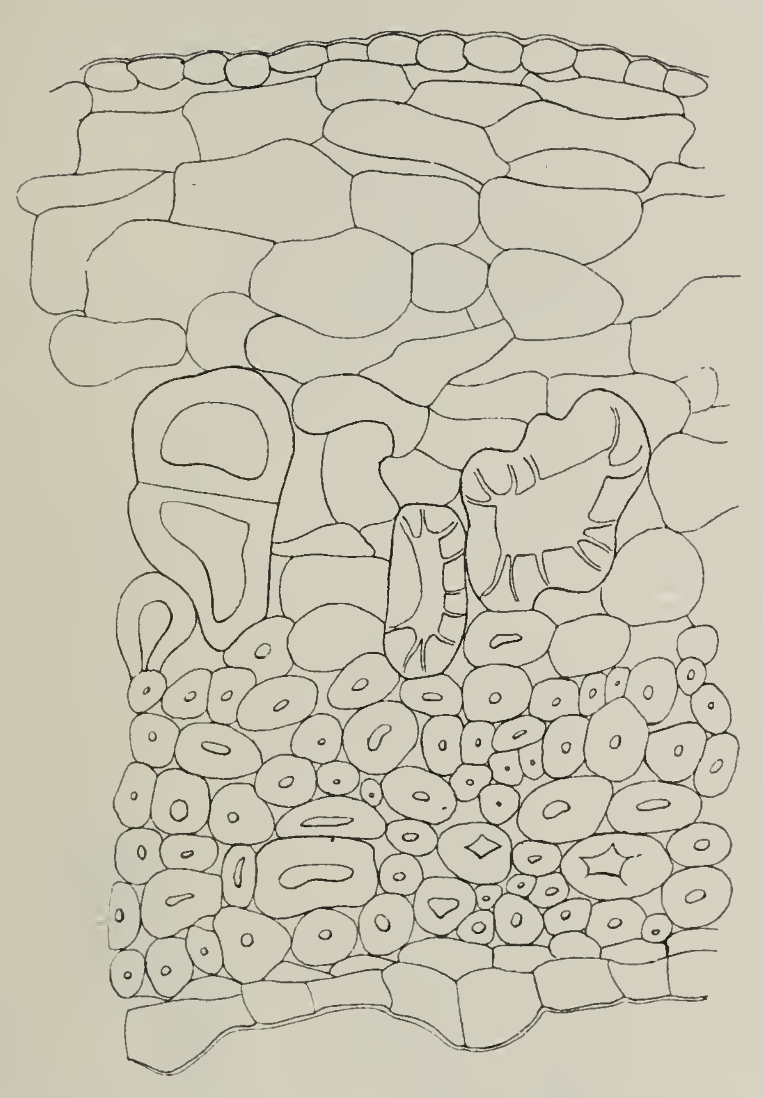


Fig. 12. Stictocardia tiliæfolia. Querschnitt durch ganz reife Fruchtwand (360×1).

Es herrscht also hier eine offenbare Korrelation zwischen der Ausbildung der Fruchtwand und dem Zuwachs der Kelchblätter. Diese besteht darin, daß die Fruchtwand sehr dünn ist und sehr lange während der Entwicklung aller mechanischen Elemente entbehrt. Statt dessen wird da die Fruchtanlage durch die Kelchblätter und die daraus ausgeschiedene Wasserschicht geschützt. Erst kurz vor der Reife, wenn die Wasserabsonderung aufgehört hat und die Kelchblätter zu schrumpfen anfangen, tritt die Verholzung in der Steinzellschicht ein.

Wie die Früchte verbreitet werden, ist mir nicht bekannt. Wahrscheinlich fallen sie ab und werden durch Vermoderung geöffnet, wobei die großen gelbhaarigen Samen herauskommen.

Operculina Turpethum (L.) Peter

Zu den Convolvulaceen mit ausgeprägtem postfloralem Wachstum der Kelchblätter gehört auch Operculina Turpethum, eine Pflanze, welche ich Gelegenheit hatte in Buitenzorg zu beobachten. Fig. 13, 14 zeigen Knospen-, Blüten- und Fruchtstadium. Nach meinen Anzeichnungen

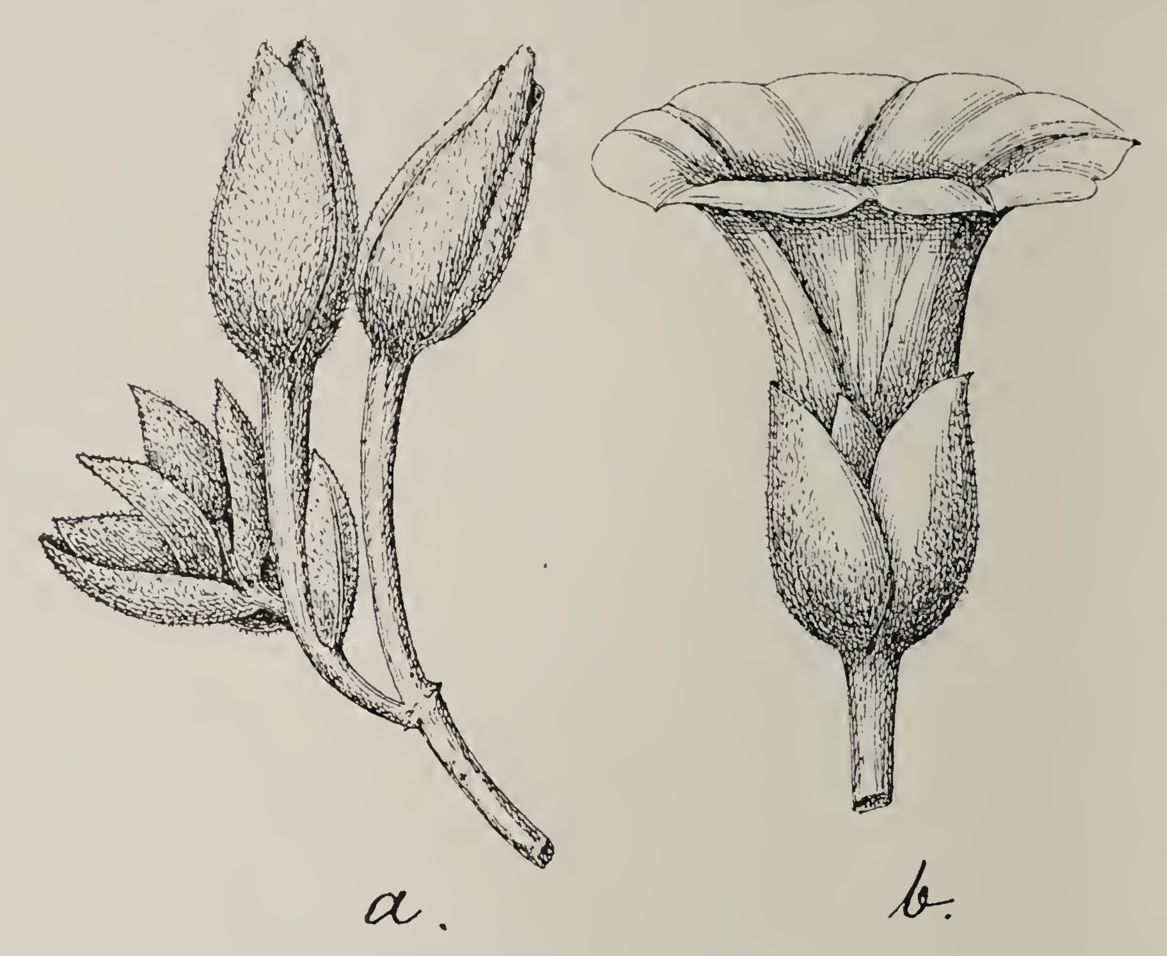


Fig. 13. Operculina Turpethum. *a* Knospen, *b* Blüte (1×1).

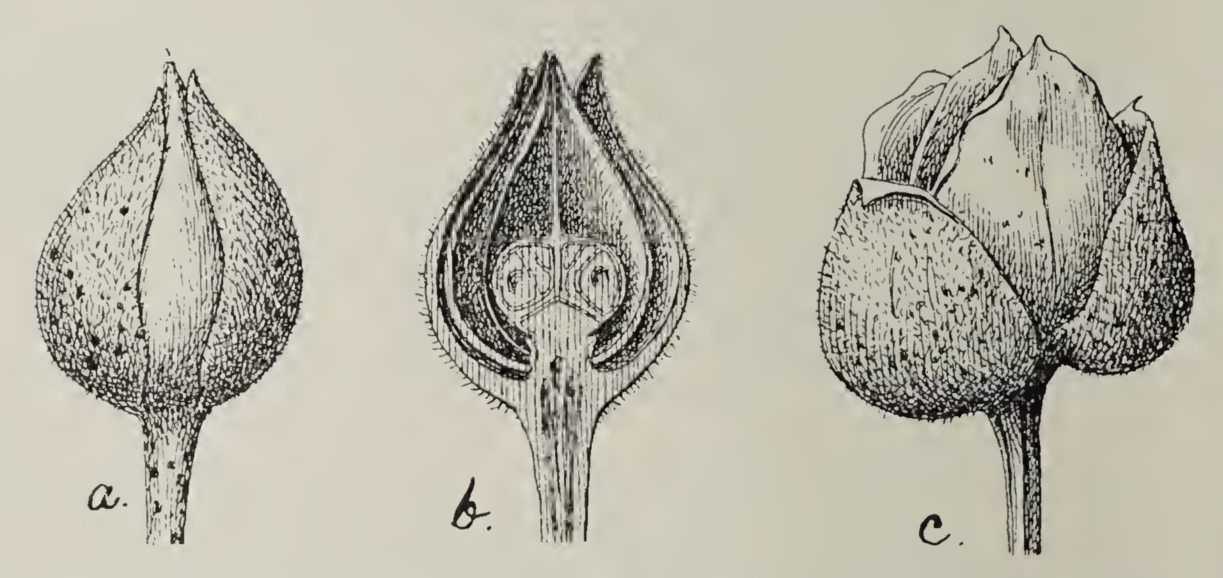


Fig. 14. Operculina Turpethum. *a* Frucht mit umhüllenden Kelchblättern; *b* dieselbe durchgeschnitten; *c* reife Frucht mit wieder geöffneten Kelchblättern (1×1).

aus Buitenzorg sind die anwachsenden Kelchblätter meistens feucht von einer klebrigen Flüssigkeit, und dieses gilt besonders von den drei inneren Kelchblättern. Bei Operculina Turpethum kommt nämlich wie bei so vielen anderen Convolvulaceen eine Differenzierung in dem Kelche vor, welche sich darin zeigt, daß die zwei äußeren Kelchblätter

durch ihre reichliche Behaarung wesentlich von den drei inneren abweichen. Es sind nun diese drei inneren Kelchblätter, welche feucht-klebrig sind, und hier kommen auch Gruppen von Drüsenhaaren vor von — der Hauptsache nach — demselben Bau wie bei Stictocardia.

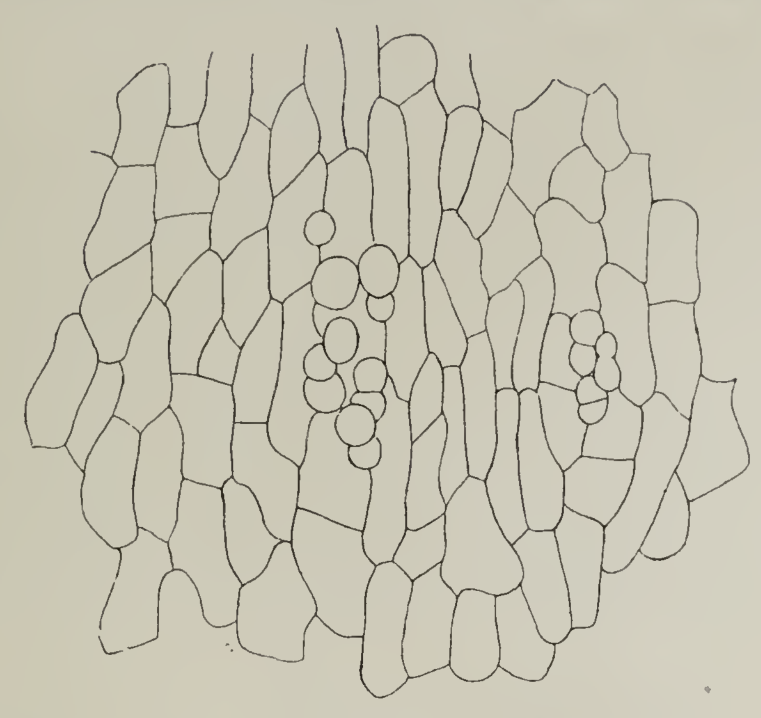


Fig. 15. Operculina Turpethum. Gruppe von Drüsenhaaranlagen an der Innenseite der inneren Kelchblätter, Knospenstadium (360×1).

Eine vergleichende Untersuchung der Kelchblätter im Knospen- und im Fruchtstadium ergibt folgendes Resultat. Die drei inneren Kelchblätter tragen im Knospenstadium kleine isolierte Gruppen von Trichomenanlagen in verschiedenen Entwicklungsstadien von einem Aussehen wie in Fig. 15 und 16. Im allgemeinen befinden sich die jüngeren Stadien an den Rändern des Blattes. Die drei inneren Kelchblätter sind ganz gleichförmig in bezug auf Bau und Entwicklung. Die zwei äußeren dagegen, welche untereinander gleichförmig sind, weichen von den inneren ab. Sie unterscheiden sich von ihnen schon im Äußeren dadurch, daß sie auf der Außenseite reichlich behaart sind. Die Haare sind sehr lange Deckhaare von einem bei den Convolvulaceen nach Hallier sehr gewöhnlichen Typus, wie er von Solereder (pag. 641, Fig. 129, *A*) abgebildet ist. Solche Haare kommen auf den anderen Kelchblättern überhaupt nicht oder nur einzeln

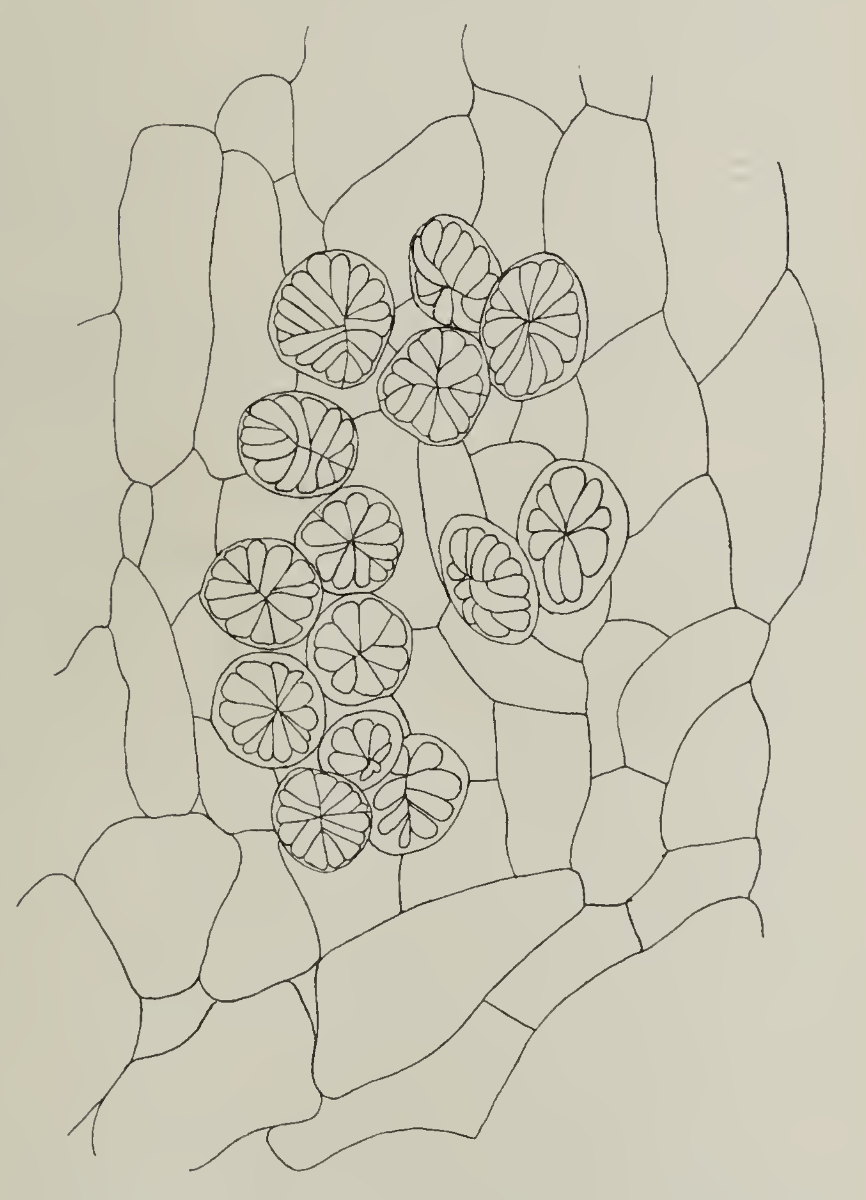


Fig. 16. Operculina Turpethum. Gruppe von Drüsenhaaren an der Innenseite der inneren Kelchblätter (360×1).

auf der Außenseite vor. Nun kommen auch auf den äußeren Kelchblättern auf der Innenseite schildförmige Haare von derselben Art wie auf den inneren Kelchblättern vor, aber sie sind alle einzeln und äußerst spärlich. Der Verschiedenheit, welche zwischen den zwei äußeren und den drei inneren Kelchblättern schon betreffs der Haarbedeckung besteht, entspricht auch eine verschiedene Ausbildung der Drüsenhaare, indem solche hauptsächlich auf den drei inneren Kelchblättern vorkommen. Gleich wie bei Stictocardia erreichen sie auch ihre volle Größe erst nach der Anthese im Fruchtstadium. Im Zusammenhang hiermit steht natürlich auch, daß nur während des Fruchtstadiums, aber gar nicht während des Knospenstadiums Absonderung von Flüssigkeit stattfindet. Sie funktionieren also mit größter Wahrscheinlichkeit als Hydatoden, aber die Schleimigkeit der Kelchblätter deutet auch daraufhin, daß sie nicht nur

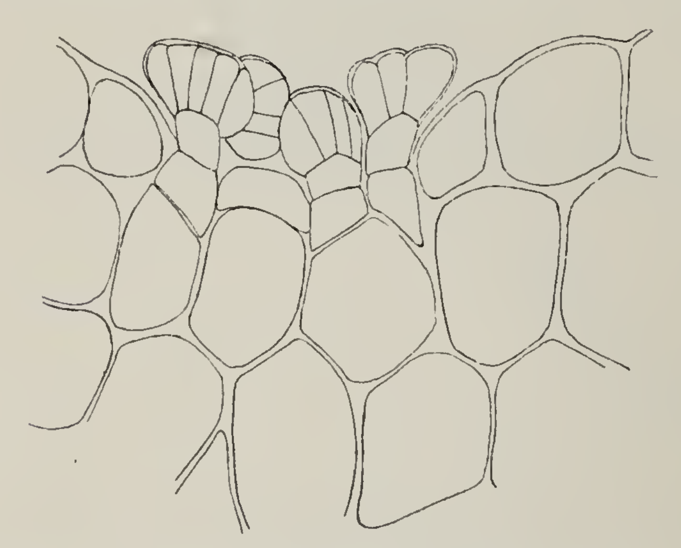


Fig. 17. Operculina Turpethum. Querschnitt durch eine Gruppe von Drüsenhaaren (360×1).

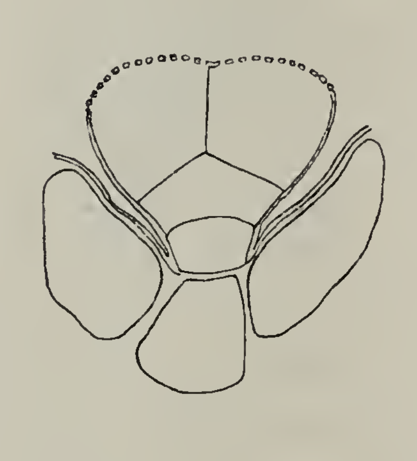


Fig. 18. Operculina Turpethum. Drüsenhaar an der Blattunterseite mit perforierter Kutikula (950×1).

Wasser, sondern auch Schleim absondern. Dieses ist übrigens kein ungewöhnlicher Fall. So hat Haberlandt bei verschiedenen Pflanzen, wie Peperomia exigua, Piper nigrum und Artocarpus integrifolia, drüsige Köpfchenhaare beobachtet, welche sowohl als schleimabsondernde Organe wie auch als Hydatoden funktionieren (l. c. pag. 522).

Betreffs ihres Baues stimmen diese Drüsenhaare in allem mit denen bei Stictocardia überein, nur sind sie bedeutend kleiner. Vollentwickelt sind sie im Querschnitt kaum halb so stark wie die bei Stictocardia (vergl. Fig. 16 und Fig. 6). Gleich wie bei Stictocardia sind die Gruppen eingesenkt (vergl. Fig. 17), und die Drüsenhaare sind kutikularisiert, jedoch nicht in so hohem Grade wie bei Stictocardia.

Gleichwie bei Stictocardia kommen auch bei Operculina auf den Blättern Haarbildungen von gleichartigem Aussehen wie die Drüsenhaare der Kelchblätter vor. Bei Stictocardia hat indessen die überwiegende Anzahl derselben einen ganz anderen Charakter und sind

deutliche Colleteren. Bei Operculina sind diese Haarbildungen verhältnismäßig spärlich und kommen nur vereinzelt auf den Unterseiten der Blätter vor. Was ihre Funktion betrifft, so kann ich darüber kein endgültiges Urteil abgeben, aber ihr Bau stimmt vollständig mit den Hydatoden von Stictocardia überein. Besonders ist hier die Perforierung der Kutikula nach Behandlung mit Eau de Javelle sehr deutlich. Die Poren kommen nur in der Außenwand vor, dagegen habe ich keine in den Seitenwänden gesehen (Fig. 18).

Die Veränderung, welche die Kelchblätter nach der Anthese erfahren, besteht in einer allgemeinen Größenzunahme. Diese ist im ganzen gleichförmig, so daß die verschiedenen Kelchblätter im Fruchtstadium untereinander ungefähr dasselbe Größenverhältnis haben wie im Knospenstadium. Vielleicht sind die zwei äußeren Blätter verhältnismäßig ein bißchen größer während des Fruchtstadiums. Bei allen Blättern tritt jedenfalls im Fruchtstadium eine Verdickung ein, aber diese ist nicht so ausgeprägt, indem die Blätter, welche vor der Anthese etwa 0,5 mm dick waren, im Fruchtstadium nur etwa 1 mm dick werden. Eine Ausbildung neuer Elemente kommt nicht vor, sondern nur Streckung schon vorhandener Elemente. Aber es besteht ein wesentlicher Unterschied hier im Vergleich mit Stictocardia, wo die Dicke der Kelchblätter etwa das Zehnfache erreicht, was in Zusammenhang mit der Ausbildung eines weiträumigen Intercellularsystems steht. Eine Ausbildung von Intercellularräumen kommt bei Operculina gar nicht vor. Hier sind aber große Sekretgänge vorhanden, was jedoch wohl in keinem Zusammenhange mit der Sekretion steht.

Betreffs des Vorkommens von Spaltöffnungen mag hervorgehoben werden, daß ebensowenig wie bei Stictocardia solche hier bei Operculina auf der Innenseite der Kelchblätter vorkommen. Dagegen kommen solche auf der Außenseite und besonders zahlreich auf den beiden äußeren Kelchblättern vor.

Wie bei Stictocardia ist die Fruchtwand äußerst dünn und bleibt sehr lange unverholzt. Unmittelbar vor der Reife tritt Verholzung in den drei bis vier inneren Schichten der Fruchtwand ein, indem gleichzeitig die außerhalb gelegenen Zellen einschrumpfen und wie welke Reste an der pergamentartigen, von den inneren Steinzellen gebildeten Schicht liegen.

Zur Zeit der Reife der Frucht trocknen die Kelchblätter zusammen. Gleichzeitig wird hierdurch der Kelch geöffnet, die papierdünne Fruchtwand zerbricht und die Samen werden frei.

Ipomoea alata R. Br.

Diese Pflanze (Fig. 19), von der ich Material in Peradeniya erhielt, gehört zu demselben Typus wie Operculina Turpethum. Die

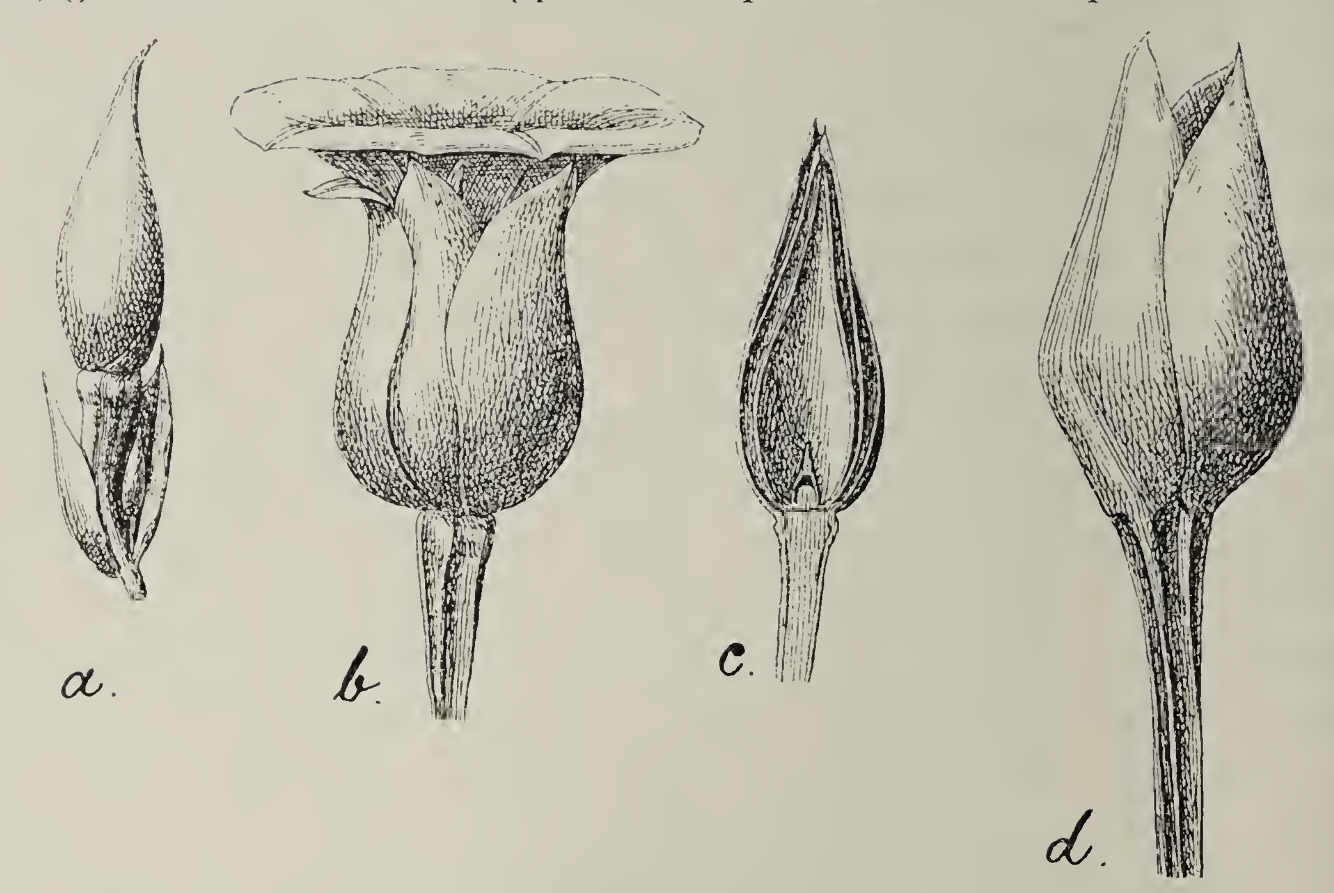


Fig. 19. Ipomoea alata. *a* Knospe; *b* Blüte; *c*, *d* verschiedene Fruchtstadien (1×1).

Kelchblätter entbehren doch hier auf der Außenseite der Deckhaare, und im Gegensatz zu Operculina sind sie untereinander gleichförmig. Nach der Anthese schließen sie sich rings um die Frucht zusammen, ganz wie bei Operculina (Fig. 19 *c, d*).

Untersucht man junge Kelche, z. B. von der Größe wie auf Fig. 19 *a*, gleich vor dem Blühen, so sind sie ein wenig schleimig. Dies dauert auch während der Anthese fort. Nach derselben schließen sich die Kelchblätter wieder zusammen, und bei Untersuchung wird man nun finden, daß die Schleimigkeit in nicht unbedeutendem Grade zugenommen hat, indem zwischen den Kelchblättern eine schleimig-wässrige Flüssigkeit abgesondert wird.

Fig. 20. Ipomoea alata. Einzelnes Drüsenhaar an der Außenseite eines Kelchblattes (360×1).

Untersucht man die Kelchblätter, wird man auf der Außenseite neben zahlreichen Spaltöffnungen einzelne Drüsenhaare (Fig. 20) finden von demselben Aussehen wie bei Stictocardia und Operculina, welche

im Fruchtstadium ganz schwarzbraun und sogar im Absterben sind. Die Innenseite dagegen verhält sich ein wenig verschieden bei den verschiedenen Kelchblättern. Die äußeren haben nur in spärlicher Anzahl kleine Gruppen von Drüsenhaaren, auf den inneren Kelchblättern dagegen sind sie zahlreicher und auch größer (Fig. 21). Wie aus den Figuren hervorgeht, haben sie ein ganz anderes Aussehen als die Drüsenhaare bei Stictocardia und Operculina und auch als diejenigen auf der Außenseite bei Ipomoea alata. Sie sind langgestreckt, was auf einer einseitigen Entwicklung der Köpfchenzelle beruht. Sie sind außerdem über die Blattfläche ausgebreitet. Ihre Entwicklung geht aus Fig. 22 und 23 hervor. Ihre Anlage ist im Anfang dieselbe wie bei Stictocardia (Fig. 23 *c* rechts und 23 *a*). Danach beginnt eine vermehrte Zellteilung in einseitiger, miteinander paralleler Richtung, so daß die ganze Haarbildung ein Aussehen bekommt wie auf Fig. 23 *c* und Fig. 21. Es sind ja natürlich diese Drüsenhaare, welche das schleimige Sekret absondern. Bei diesen Drüsenhaaren konnte auch nach Behandlung mit Eau de Javelle Porosität in der Wand nachgewiesen werden. Bei Ipomoea alata tritt keine nennens-

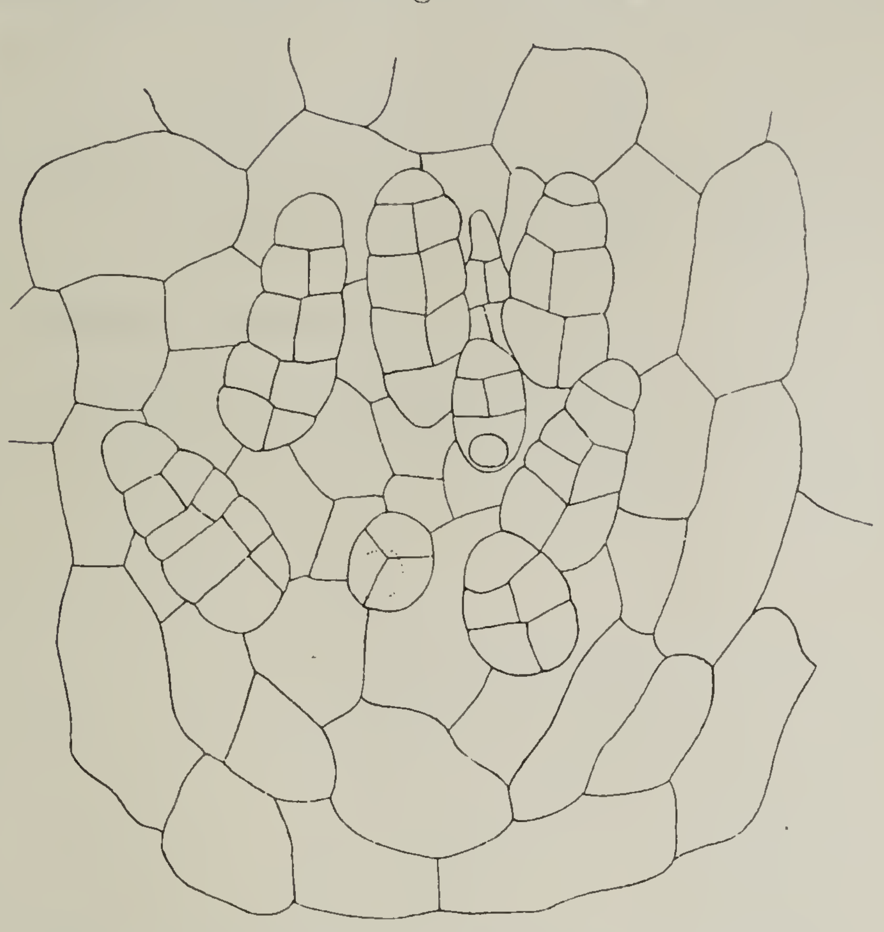


Fig. 21. Ipomoea alata. Gruppe von Drüsenhaaren an der Innenseite der Kelchblätter (360×1).

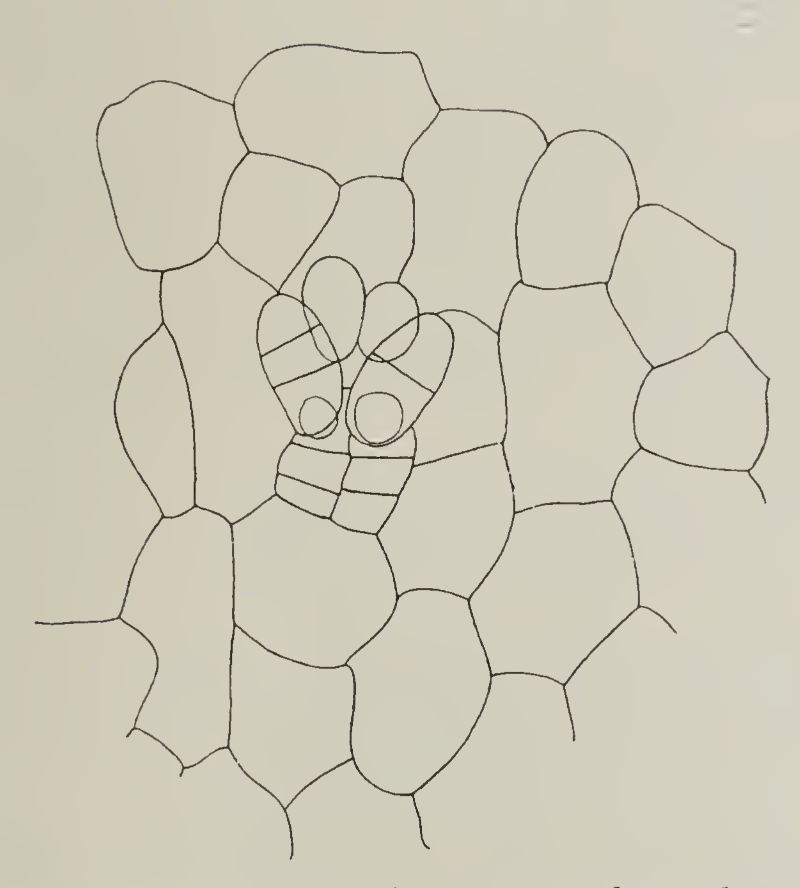


Fig. 22. Ipomoea alata. Drüsenhaaranlage an der Innenseite der Kelchblätter (360×1).

werte Verdickung der Kelchblätter nach der Anthese ein. Dagegen entwickeln sich hier in den Kelchblättern ein paar Reihen stark verholzter Zellen (Fig. 24) in den Innenseiten, und zwar schon vor der Anthese. Diese verholzten Schichten sind am schwächsten auf den inneren Kelchblättern entwickelt. Ein ganz reifes Fruchtstadium habe ich bei dieser Pflanze nicht beobachtet.

Ipomoea tuberosa L.

Diese Pflanze gehört zu demselben Typus wie Operculina und Ipomoea alata, mit welch letzterer sie am nächsten übereinstimmt. Die Kelchblätter sind sehr groß und erreichen beinahe schon im

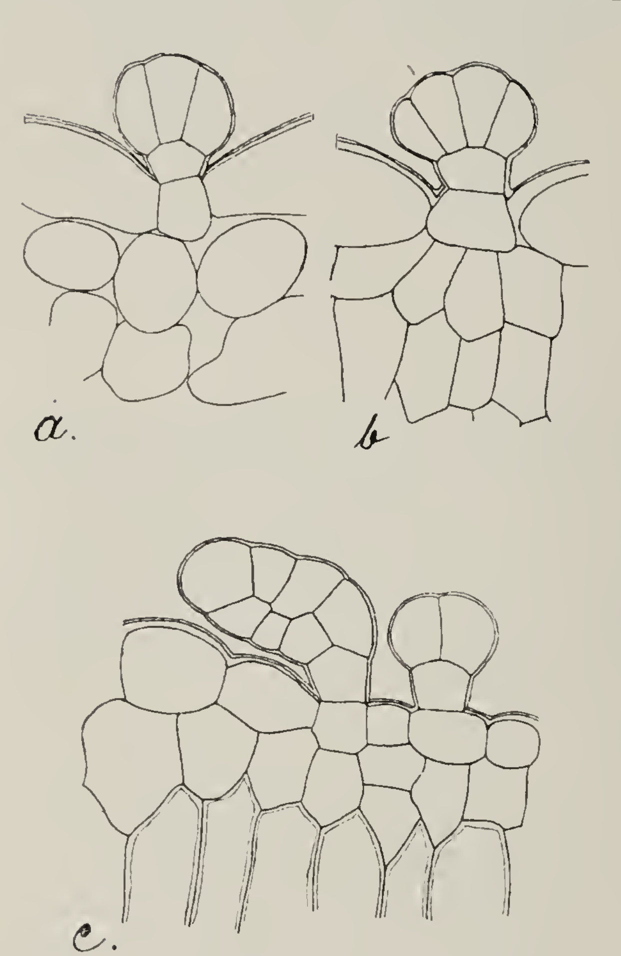


Fig. 23. Ipomoea alata. Drüsenhaare in verschiedenen Entwicklungsstadien (360×1).

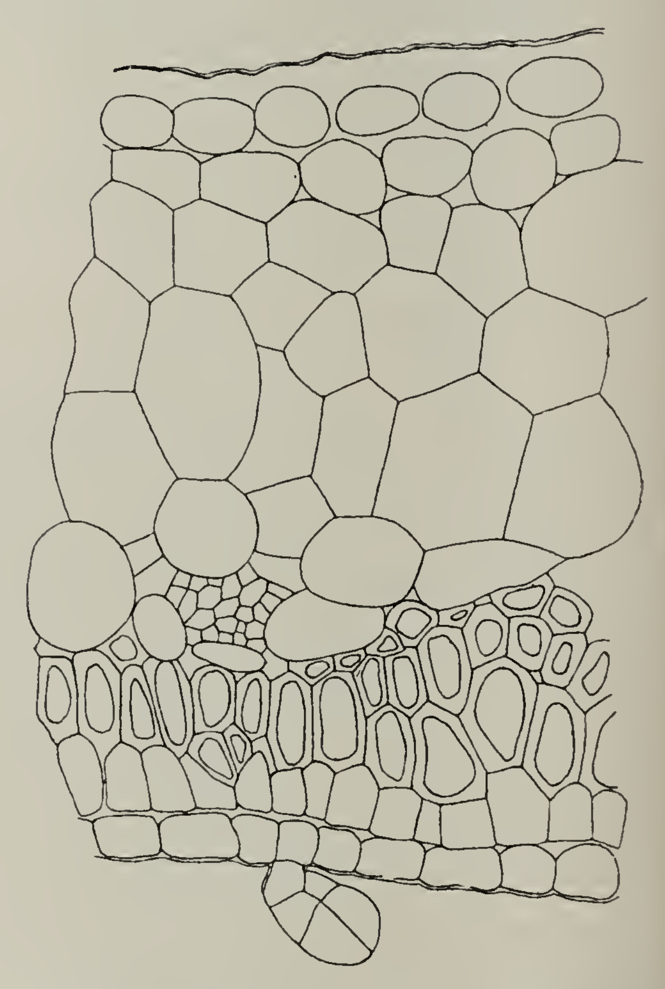


Fig. 24. Ipomoea alata. Kelchblatt im Querschnitt (200×1).

Knospenstadium gleich vor der Anthese ihre definitive Größe. Sie haben dann eine Länge bis zu 3,5 cm und eine Breite bis zu 2,5 cm. Nach meinen Beobachtungen über diese Pflanze in Peradeniya sind die Kelchblätter innen sehr feucht und schleimig, während des Knospenstadiums wie auch während der Anthese und des Fruchtstadiums. Auf der Innenseite der Kelchblätter kommen sehr spärliche, aber große Drüsenhaare vor, welche ihr Maximum während der Anthese und des Fruchtstadiums erreichen. Sie sind von dem schildförmigen Typus wie bei Stictocardia und haben ein sehr hübsches Aussehen mit den strahlenförmig verzweigten Wänden (Fig. 25).

Im Gegensatz zum Verhältnis bei Ipomoea alata tritt hier bei Ipomoea tuberosa überhaupt keine Verholzung in irgend einer Partie der Kelchblätter ein.

Ipomoea pes capræ L.

Bei dieser Art erreichen die Kelchblätter niemals eine bedeutendere Größe, indem sie nach der Anthese kaum zunehmen. Schon in einem frühen Knospenstadium haben sie auf der Innenseite zahlreiche vereinzelte Drüsenhaare von demselben Typus wie bei Stictocardia, aber bedeutend weniger. Eine bedeutendere Sekretabsonderung kommt nicht vor.

Ipomoea Nil Roth

Die Kelchblätter bei dieser Art haben lang ausgezogene Spitzen, und nur die Basalteile umschließen die Frucht. Hier auf diesen basalen Abschnitten auf der Innenseite kommen lange Reihen von kleinen Drüsenhaaren von dem Stictocardia-Typus vor, aber sichtbare Sekretion ist nicht vorhanden. Einzelne Drüsen kommen auch auf der Außenseite vor. Im basalen Abschnitt befindet sich eine sekundäre Verdickung, welche auf einer Zellenstreckung und Bildung von Lakunen beruht. Einige Zellenreihen sind auch kollenchymatisch verdickt.

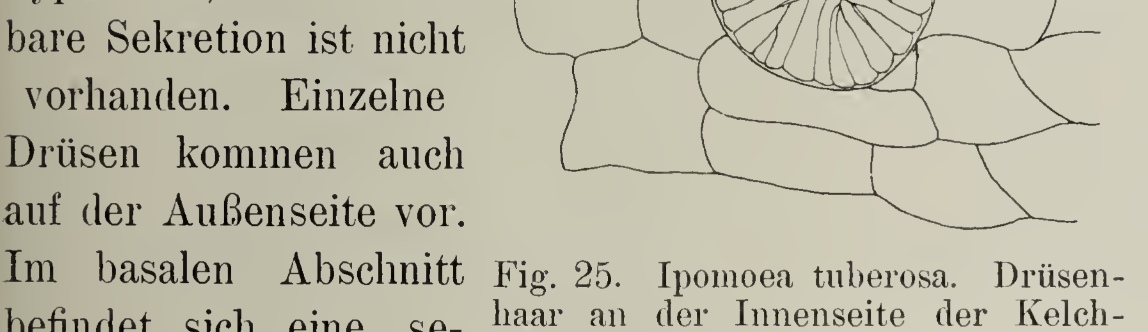


Fig. 25. Ipomoea tuberosa. Drüsenhaar an der Innenseite der Kelchblätter (360×1).



Fig. 26. Ipomoea Nil. Frucht (1×1).

Quamoclit vulgaris Choisy

Kleine Kelchblätter ohne nennenswerte Zunahme nach der Anthese mit einzelnen Drüsenhaargruppen ohne sichtbare Sekretion.

Argyreia mollis Choisy

Bei dieser Pflanze (Fig. 27) nehmen die Kelchblätter in keinem höheren Grade nach der Anthese zu außer in der Dicke (Fig. 27, *d*). Sie umschließen aber jedenfalls die Frucht auf allen Seiten (Fig. 27, *c*). Sowohl Kelch- wie Kronenblätter dieser Pflanze sind auf der Außenseite mit langen Deckhaaren versehen. Auch die Innenseite trägt

äußerst zahlreiche und dichtgestellte Drüsenhaargruppen. Im Knospenstadium sind diese Drüsen noch ziemlich unentwickelt, aber auch im Fruchtstadium erreichen sie keine bedeutendere Größe, sondern sind wie im Wachstum stehen geblieben infolge des Mangels an Raum und

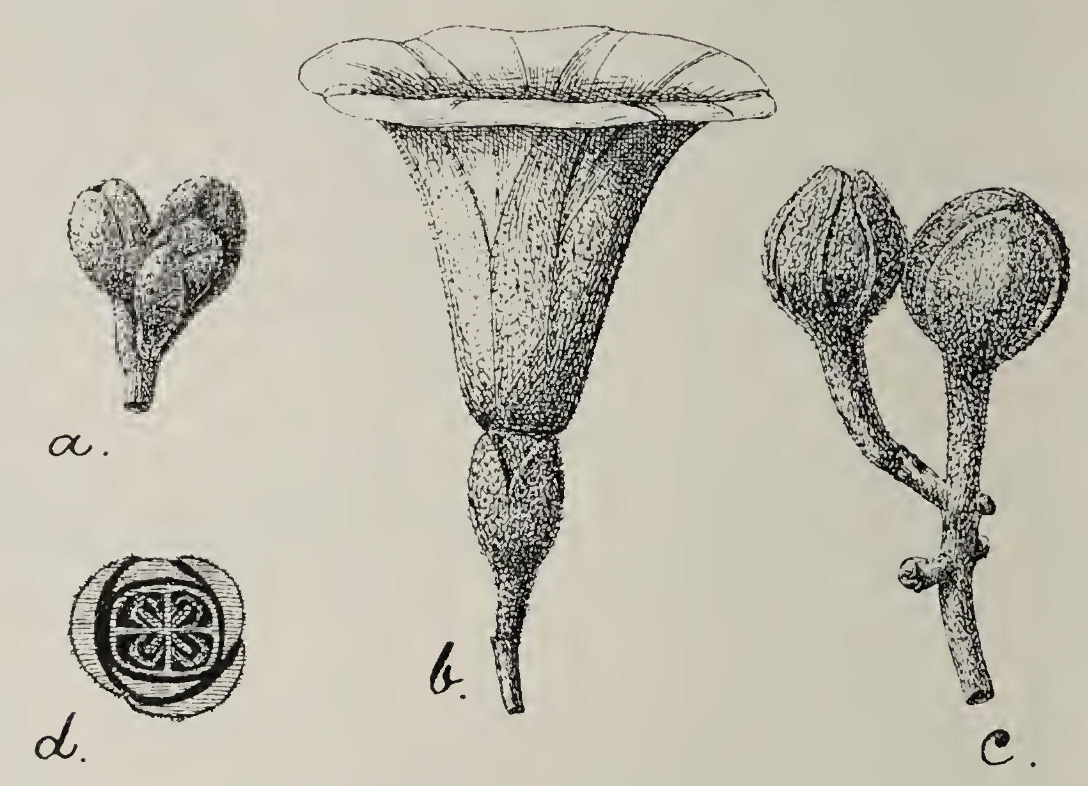


Fig. 27. Argyreia mollis. *a* Knospen, *b* Blüte, *c* Früchte, *d* Querschnitt durch Frucht und Kelchblätter (1×1).

der dadurch verursachten gegenseitigen Pressung. Sie werden also nie wie bei Stictocardia schließlich ganz voneinander isoliert. Die Kelchblätter nehmen, wie oben angeführt wurde, ein wenig an Dicke zu und haben im Fruchtstadium mehrere Schichten von verholzten Zellen, welche jedoch voneinander mehr oder weniger geschiedene Gruppen bilden.

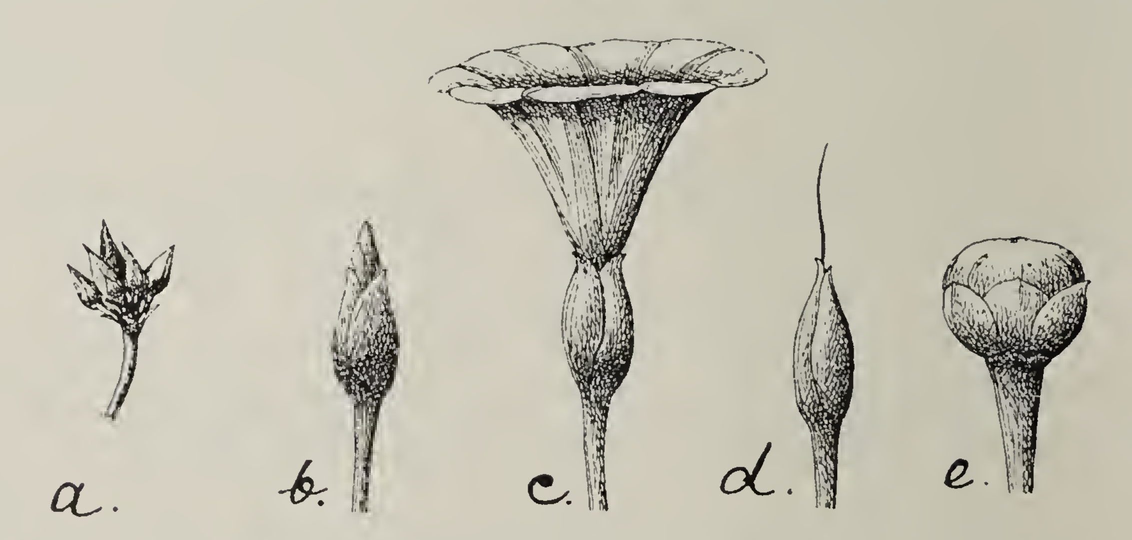


Fig. 28. Merremia umbellata v. occidentalis. *a*, *b* Knospen; *c* Blüte; *d*, *e* Fruchtstadien (1×1).

Die Kelchblätter sind ziemlich feucht und sehr reich an Milchsaft sowohl während der Anthese wie im Fruchtstadium, nicht dagegen im Knospenstadium. Sekretion von den sehr zahlreichen Drüsenhaaren auf der Innenseite konnte dagegen nicht wahrgenommen werden.

Merremia umbellata (L.) v. occidentalis H. Hallier

Die Kelchblätter nehmen nicht während des Fruchtstadiums zu, auch nicht an Dicke. Sie sind in diesem Stadium häutig mit starken Steinzellen und haben nur vereinzelte schildförmige Haare. Diese Verholzung der Steinzellen tritt schon im Knospenstadium vor der Anthese ein. Zahlreiche Milchsafträume kommen in den Kelchblättern vor. Sekretion aber nicht.

Bonamia semidigyna H. Hallier

Die Kelchblätter nehmen nicht zu. Auf der Außenseite sind sie dicht mit gelben braunen Filzhaaren bedeckt, die Innenseite dagegen ist glatt und trägt nur hier und da einige Drüsenhaare von einem Typus

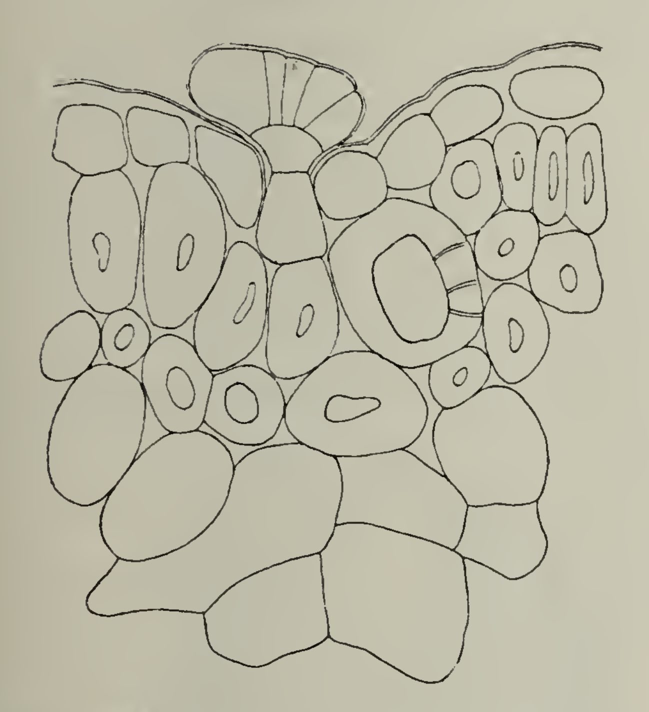


Fig. 29. Merremia umbellata v. occidentalis. Kelchblatt im Fruchtstadium mit Drüsenhaar (360 × 1).

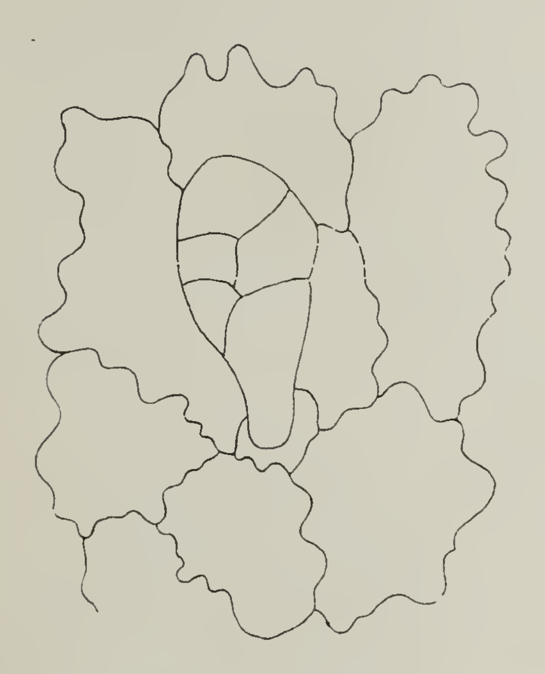


Fig. 30. Bonamia semidigyna. Drüsenhaar an der Innenseite des Kelchblattes (360 × 1).

(Fig. 30), ähnlich demjenigen bei Ipomoea alata. Auch hier werden einige Schichten verholzter Zellen imFruchtstadium ausgebildet. Keine sichtbare Sekretion.

Eine vergleichende Darstellung von den verschiedenen Haupttypen der Ausbildung des Kelches bei den Convolvulaceen hat H. Hallier in seiner systematischen Untersuchung dieser Familie geliefert. Der Zweck dieser kleinen Untersuchung ist nun der, an zugänglichem Material einen kleinen Vergleich rücksichtlich der verschiedenen Grade der Ausbildung der Kelchblätter zu einem Wasserkelch zu liefern.

Bei den Convolvulaceen kommen ja sehr zahlreiche Haarbildungen von verschiedenem Typus vor, was ja auch von großem Wert für die Systematik dieser Familie ist (vgl. H. Hallier l. c. und Solereder l. c.). In diesem Zusammenhange interessieren uns weniger die Deckhaare, als

vielmehr die bei fast allen Convolvulaceengattungen anwesenden Drüsenhaare. Diese sind nach Solereder der Hauptsache nach von zwei Typen, der eine dadurch ausgezeichnet, daß das Köpfchen hauptsächlich durch vertikale Wände geteilt ist, wodurch die Form des Köpfchens mehr oder weniger flach oder schüsselförmig wird; der andere durch überwiegende Horizontalwände charakterisiert, wodurch birnförmige oder ellipsoidische Drüsenköpfchen gebildet werden. Jener Typus ist bei den untersuchten Arten der überwiegende, indem er bei sämtlichen, mit Ausnahme von Ipomoea alata und Bonamia semidigyna vorkommt, bei welchen die Drüsenhaare dem letztgenannten Typus angehören.

Was die Sekretion betrifft, so ist sie im allgemeinen bei den untersuchten Formen schwach und unbedeutend, und dies ist der Fall nicht nur bei solchen Arten, wo die Anzahl von Drüsenhaaren sehr gering ist wie bei Bonamia semidigyna, sondern auch bei solchen, wo die Drüsenhaare besonders zahlreich sind wie bei Argyreia mollis. Bei anderen dagegen ist die Sekretion ziemlich reichlich, so daß die Kelchblätter im Fruchtstadium — und hauptsächlich hier findet die Sekretion statt — schleimig und feucht werden. Dieses geht beinahe immer Hand in Hand mit einer mehr oder wenig starken postfloralen Zunahme der Kelchblätter (Stictocardia, Operculina), wenn sie nicht schon während der Anthese ihre definitive Größe erreicht haben sollten (Ipomoea alata, tuberosa). Was die Sekretion betrifft — wie auch den Grad von postfloraler Zunahme — so erreicht sie bei keinem Typus eine solche Höhe wie bei Stictocardia, wo die Frucht in einem Wasserbade reift, von den mächtig anwachsenden, eine Scheinfrucht bildenden Kelchblättern umgeben. Hier hat wahrscheinlich die Wassersekretion über die Schleimabsonderung die Oberhand, wenn auch solche vorkommen kann. Bei Operculina, Ipomoea alata und tuberosa dagegen tritt die Schleimabsonderung mehr hervor. Diese Pflanzen bilden also sozusagen den Übergang zu der mit Wasserkelch ausgerüsteten Stictocardia.

Im Gegensatz zu allen vorher beschriebenen Typen von Wasserkelch funktioniert er hier als solcher nur während des Fruchtstadiums. Und eben deswegen habe ich den Wasserkelch bei Stictocardia als postfloralen Wasserkelch bezeichnet. Bei einigen der Typen von Koorders (Clerodendron Minahassæ und Juanulloa parasitica) kommt jedoch eine Andeutung zu einem Wasserkelch auch während des Fruchtstadiums vor, da ist es aber nur, sozusagen, die Fortsetzung des Wasserkelches, welcher schon während des Knospenstadiums funktioniert hat.

Was die biologische Bedeutung dieses postfloralen Wasserkelches oder der Wassersekretion während des Fruchtstadiums betrifft, so ist sie wohl offenbar dieselbe, wie sie für die Knospen angenommen wird, nämlich die einer Schutzeinrichtung gegen Austrocknung infolge Insolation. Tatsächlich sind auch diese lianenartigen Convolvulaceen, besonders Stictocardia, welche hoch in den Baumzweigen hängt, einer sehr starken direkten Insolation ausgesetzt.

In diesem Zusammenhange sei auch auf die Korrelation hingewiesen, welche zwischen der Ausbildung der Kelchblätter und der der Fruchtwand besteht. Bei solchen mit stark zunehmenden Kelchblättern ist die Fruchtwand sehr schwach entwickelt und die Verholzung tritt sehr spät, unmittelbar vor der Samenreife, ein.

Dies ist ein sehr allgemeiner Fall bei Pflanzen mit stark ausgeprägter postfloraler Zunahme der Kelchblätter, und als ein sehr schönes Beispiel hierfür können z. B. die in den Tropen nicht seltenen Dillenia-Arten angeführt werden. So wachsen bei Dillenia indica L. die Kelchblätter so sehr an, daß sie eine Scheinfrucht von der Größe eines Kinderkopfes bilden, aber die Fruchtblätter sind auch kurz vor der Reife ganz weich und lose. Ganz dasselbe ist der Fall bei der

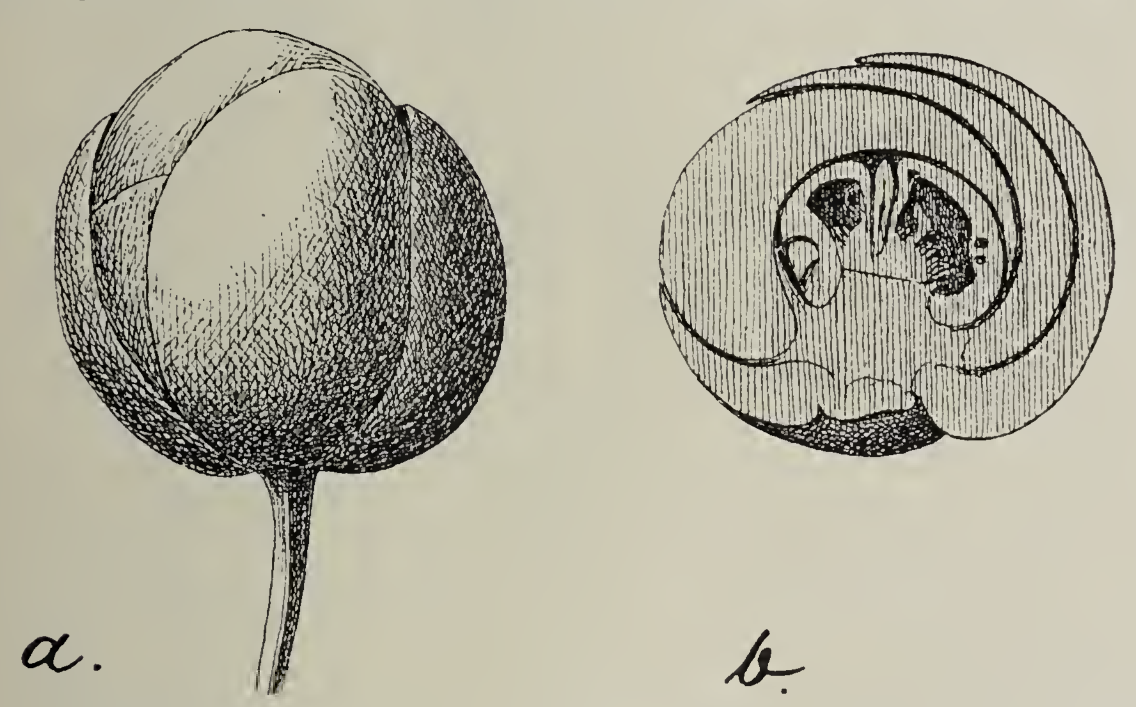


Fig. 31. Dillenia retusa. Thunbg. *a* Scheinfrucht mit ausgewachsenen Kelchblättern *b* dieselbe durchschnitten (1 × 1).

hier oben abgebildeten Dillenia retusa Thunbg. aus Peradeniya (Fig. 31), welche bedeutend kleiner als D. indica ist. Die Scheinfrucht bei D. retusa erinnert dem Äußeren nach an diejenige bei Stictocardia, aber eine Sekretion kommt hier überhaupt nicht vor, ebensowenig wie Drüsenhaare beobachtet werden können. Der Schutz wird ausschließlich durch das saftige Gewebe der Kelchblätter selbst ausgeübt.

Die Ausbildung von postfloralen Wasserkelchen und Übergangstypen dazu ist eine Variante der vielgestaltigen Postflorationserscheinungen, welche die Kelchblätter bei den Convolvulaceen zeigen. Der allgemeinste Fall ist der, daß die Kelchblätter nur sich zusammenfalten ohne jede besonders ausgeprägte Zunahme, wie z. B. bei Ipomoea coccinea nach Lindman (Tab. II, 24), Ipomoea pes caprae, Merremia umbellata, Bonamia semidigyna u. a. Manchmal tritt eine jedoch wenig ausgeprägte Dickenzunahme wie bei Argyreia mollis (Fig. 27) oder Ipomoea Nil ein, wo sie jedoch ausschließlich auf die Basalpartie (Fig. 26) beschränkt ist. Schließlich kommt auch bei vielen Convolvulaceen eine höchst bedeutende postflorale Zunahme vor, welche sich teils auf alle, teils nur auf einen Teil der Kelchblätter erstreckt.

In jenem Falle können die Kelchblätter als Flugorgane für die Frucht wie bei den Porana-Arten und einigen Ipomoea-Arten ausgebildet werden. Ein schönes Beispiel hierfür bietet Ipomoea glabra Choisy (Herb. Regnell. Stockholm, No. 1916). Bei anderen, z. B. Cardiochlamys, bilden dagegen die ausgewachsenen Kelchblätter eine große blasige Hülle um die Frucht, wie bei Physalis. Schließlich haben wir den Typus, der den Gegenstand dieser Untersuchung abgegeben hat, ausgezeichnet durch während der Postfloration eintretende Sekretion. Diese kann teils überwiegend schleimartig, teils mehr wässerig sein. Letzteres ist der Fall bei Ipomoea alata und tuberosa mit mehr gleichförmig zunehmenden Kelchblättern und bei Operculina, bei welcher die Sekretion ausschließlich bei den drei inneren Kelchblättern vorkommt, während die zwei äußeren, die auf der Außenseite mit dichten Haaren bedeckt sind, mehr Schutzorgane sind. Dieser Typus mit postfloraler Sekretion erreicht seine höchste Ausbildung bei Stictocardia tiliæfolia, wo die postflorale Zunahme der Kelchblätter am größten ist, indem diese durch Zellenstreckung bedeutend verdickt werden, wie auch eine reichliche Sekretion hier zur Entstehung eines postfloralen Wasserkelches führt.

Betreffs des feineren Baues der Drüsen mag hervorgehoben werden, daß die Sekretion in mehreren sicher nachgewiesenen Fällen in Zusammenhang mit einer porenartigen Durchlöcherung der Kutikula steht.

Drüsenhaare von demselben oder von ähnlichem Typus wie auf den Kelchblättern kommen auch auf den Blättern vor. Bei Stictocardia kommen außerdem besonders große charakteristische Colleteren auf der Unterseite der Laubblätter vor. Die auf der Oberseite der Laubblätter wie auf der Außenseite der Kelchblätter vorkommenden schüsselförmigen Haare bei Stictocardia sind wahrscheinlich Hyda-

toden. Solche kommen auch auf den Laubblättern bei Operculina vor, und auch ihre Kutikula ist sehr deutlich porenartig durchlöchert.

Literaturverzeichnis.

1. Burgerstein, A., Die Transpiration der Pflanzen. Eine physiologische Monographie. Jena 1904.
2. Fenner, C. A., Beiträge zur Kenntnis der Anatomie, Entwicklungsgeschichte und Biologie der Laubblätter und Drüsen einiger Insektivoren. Flora 1904, Bd. XCIII.
3. Haberlandt, G., Anatomisch-physiologische Untersuchungen über das tropische Laubblatt. II. Über wassersecernirende und -absorbirende Organe. Sitz.-Ber. der k. Akademie d. Wissenschaften, Wien. Abt. I, Bd. CIII.
4. Ders., Sinnesorgane im Pflanzenreich zur Perception mechanischer Reize. Leipzig 1901.
5. Hallier, H., Versuch einer natürlichen Gliederung der Convolvulaceen auf morphologischer und anatomischer Grundlage. Englers Bot. Jahrbücher 1893, Bd. XVI.
6. Koorders, S. H., Über die Blütenknospen-Hydatoden einiger tropischer Pflanzen. Annales du Jardin de Buitenzorg 1897, Vol. XIV.
7. Kraus, G., Wasserhaltige Kelche bei Parmentiera cerifera Seem. Flora, Bd. LXXXI.
8. Lagerheim, G., Zur Biologie der Iochroma macrocalyx Benth. Berichte Deut. Bot. Gesellsch. 1891, Bd. IX.
9. Lindman, C. A. M., Om postflorationen, och dess betydelse såsom skyddsmedel för fruktanlaget. K. Svenska Vet.-Akademiens Handlingar. Stockholm 1884, Bd. XXI, No. 4.
10. Minden, M. von, Beiträge zur anatomischen und physiologischen Kenntnis wassersecernierender Organe. Bibliotheca Botanica. H. 46. 1899.
11. Peter, A., Convolvulaceæ. Engler & Prantl, Die nat. Pflanzenfamilien IV, 3a, nebst Nachtrag ebenda pag. 375. 1897.
12. Raciborski, Die Schutzvorrichtungen der Blütenknospen. Flora 1895. Ergänzungsband.
13. Schimper, A. F. W., Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. Jena 1898.
14. Shibata, K., Zur Kenntnis der Kelch- und Knospenhydatoden. Bot. Centralblatt 1900, Bd. LXXXIII.
15. Solereder, H., Systematische Anatomie der Dicotyledonen. Stuttgart 1899.
16. Treub, M., Les bourgeons floreaux du Spathodea campanulata Beauv. Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg 1890, Vol. VIII.

Zur Lebensgeschichte von Neottia Nidus avis L.

Von **Jaroslav Peklo** in Prag.

Mit zwei Textfiguren.

Bei den Untersuchungen, die ich in der Natur im Laufe der letzten Jahre zu dem Zwecke anstellte, um mir die bisher noch nicht ganz aufgeklärten Verhältnisse der Mycorrhizen näher zu beleuchten, kam es mir in den Sinn, mein Augenmerk auch einigen Lebensbedingungen der sogen. frei lebenden Wurzeln[1]) zu widmen, den morphologisch und physiologisch selbständigen Absorptionsorganen der Pflanzen, an denen die blütentragenden Teile — häufig nur als Produkt von nebensächlicher Bedeutung im Leben der Pflanze — ihren Ursprung nehmen. Über die Ergebnisse meiner Arbeiten über die cytologischen und biologischen Erscheinungen der Mycorrhizen von Monotropa Hypopitys L., aus denen hervorgeht, daß die Mycorrhiza nicht eine konstante Erscheinung bei diesem Saprophyten ist, daß der Pilz sich aus der Epidermis der Pflanze mit Hilfe von Haustorien ernährt, welche regelmäßig und allgemein in die Epidermiszellen der Wirtspflanze eindringen, daß aber dagegen die Wirtspflanze mit Gerbstoffvakuolen, welche beinahe die ganze Zelle ausfüllen und mit anderen Schutzmitteln gegen den Parasiten sich vortrefflich zu schützen weiß (eine Menge Tannin fand ich übrigens bei allen Mycorrhizen der Waldbäume, die ich untersucht hatte), werde ich später berichten. Diese Arbeit will ich nun einer Lebenserscheinung von Neottia Nidus avis L. widmen, nämlich der vegetativen Vermehrung, die hauptsächlich mit Hilfe der sog. Wurzelknospen vor sich geht. Im ersten Teile erlaube ich mir einige sich widersprechende Angaben über die Biologie dieser Erscheinung richtig zu stellen, im zweiten werde ich den physiologischen Grund derselben aufzuhellen versuchen.

Es ist mehr als wahrscheinlich, daß Neottia sich nur vegetativ vermehrt. Nur N. Bernard ist es gelungen, einige mal keimende Samen dieser Orchidee zu finden, jedoch unter derartigen Umständen, daß man augenscheinlich auf die Mitwirkung des endophytischen Pilzes von Neottia schließen konnte, dessen Mitwirkung derselbe Autor tat-

1) Goebel, Organographie der Pflanzen, pag. 441 ff.

2) Noël Bernard, Sur la germination du Neottia Nidus avis L. Comptes Rendues, Paris 1899, Tome I. Revue générale de Botanique, XIV, pag. 114.

sächlich für einige Warmhausorchideen nachgewiesen hat[1]). Es ist also sicher, daß, wenn es überhaupt in der Natur zum Keimen der Samen dieser Orchidee kommt, dies sehr selten geschieht und unter eigenartigen Bedingungen. Ich selbst stellte eine Menge von Kulturen in verschiedenen Medien an, um festzustellen, ob die Samen keimen und stellte auch Beobachtungen in der Natur selbst an, aber immer mit einem ganz negativen Ergebnis. Es keimten weder die Samen, welche ich absichtlich in demselben Walde, aus dem sie stammten, einsetzte, noch die in den Blütenkapseln eingeschlossenen Samen, die ich mit den Stengeln in Humus vergraben gefunden habe. Man kann übrigens auch noch im Herbst zahlreiche geschlossene Kapseln mit vertrockneten Samen finden.

Dagegen ist es nötig hervorzuheben, daß die Fähigkeit zur vegetativen Vermehrung bei Neottia geradezu erstaunlich ist. Hiermit übereinstimmend erscheint diese Orchidee gewöhnlich in größerer Menge an bestimmten Standorten. Ich konnte auch ganz deutlich (in den Wäldern der Umgebung von Roždalowice in Böhmen) gradlinige Reihen 4 bis 5 m lang verfolgen, die durch vegetatives Entstehen neuer Individuen sich weiter verlängerten, sowie auch regelmäßigen Wuchs in kreisförmigen Gruppen von Neottia-Individuen. Diese Vermehrung geht aber auf dreierlei Art vor sich:

1. Indem die Knospen der oberen Achselschuppen des Rhizoms oder des unteren Stengels ins Leben durchdringen; diese Art — allgemein bekannt — ist schon von Irmisch[2]), Drude[3]) und Prillieux[4]) beschrieben worden.

2. Indem nicht achselständige Adventivknospen entstehen, wie sie zuerst Warming[5]) beschrieb, und wie es auch mir gelang, dieselben zu verfolgen.

3. Indem Sprosse am Ende der Wurzeln entstehen (Irmisch I[2]), II[6]), III[7]), Prillieux, Warming).

1) N. Bernard, Recherches expérimentales sur les orchidées. Revue générale de Botanique 1904.

2) Irmisch I, Beiträge zur Biologie und Morphologie der Orchideen 1853.

3) Drude, Die Biologie von Monotropa Hypopitys L. und Neottia Nidus avis L. Gekrönte Preisschrift, Göttingen 1873.

4) Prillieux, De la structure anatomique et du mode de végétation du Neottia N. av. L. Annales des sciences naturelles. IV. Série-Botanique 1856.

5) Warming, Om Rödderne hos Neottia Nidus avis L. Vidensk. Medd. fra den naturh. Forening i Kjøbenhavn 1874.

6) Irmisch II, Botanische Zeitung 1857, pag. 471.

7) Irmisch III, Einige Bemerkungen über Neottia Nidus avis L. und einige andere Orchideen. Jahresbericht des naturwissenschaftl. Vereins zu Bremen 1876.

Der Zweck der ersten Art ist in erster Linie die Vergrößerung des Wurzelnestes. Diese Knospen pflegen nämlich schon während des Abblühens des ersten, das „Rhizom" abschließenden Sprosses mächtig entwickelt zu sein, und oft blühen sie, wenn in der Umgebung genug Nahrung vorhanden ist, ohne sich von der Mutterpflanze zu trennen, noch im selben Jahre auf, so daß dasselbe Rhizom mit seinen ursprünglichen Wurzelfasern noch das Wachstum derselben fördert. Die frühzeitige Entwicklung derselben und besonders der Umstand, daß sie sich am Rhizom mit breiter Basis festzusetzen pflegen, weisen nicht auf irgendwelche besondere Anpassung an die Vergrößerung der Zahl der Individuen der Art hin. Nichtsdestoweniger tragen hierzu nach dem Abfaulen des Rhizoms auch diese Knospen bedeutend bei, noch mehr aber die Achselknospe, welche anfangs an dem nackten, dünnen Teile entsteht, welcher erst in größerer Höhe exogene Wurzeln zu bilden anfängt, zu einem neuen Neste auswachsend. Hier zeigt sich schon eine Einrichtung, die darauf abzielt, daß die Tochterpflanze sich weiter von der Mutterpflanze entferne. Die Entwicklung der beiden Knospenarten geschieht gewöhnlich früh, noch im Sommer, obwohl sie auch unter älteren nicht so dicht gehäuften Wurzeln entstehen können. Immer aber bleibt die Pflanze hapaxantisch, immer fault schließlich „das Rhizom" ab, ohne die Vegetationsperiode der Knospen zu erwarten, welche er hervorbrachte. Nur in einem einzigen Falle fand ich — im Juli — ein stattliches Wurzelnest, aus welchem ein vertrockneter, wahrscheinlich vorjähriger Blütenstengel hervorragte, und welches zahlreiche Knospen an den Wurzelenden ausgebildet hatte, außerdem auch eine schon stattliche Achselknospe besaß. Das ganze Exemplar vegetierte in einem feuchten Becken, tief im Humus gebettet, und es bewiesen außer anderem die Endknospen, die noch nicht ganz entwickelt waren, obwohl sie gegen den Herbst des vergangenen Jahres oder im Frühling entstanden waren, daß das Exemplar nicht normal war.

Es stimmt also in dieser Beziehung die Neottia nicht ganz mit Monotropa überein, welche außer den Rhizomknospen sehr häufig auch aus den Achseln der Schuppen des Blütenstengels nahe am Wurzelnest oder bedeutend höher Knospen treibt, die manchmal an einem Exemplar in großer Zahl auftreten, wie schon Irmisch beobachtete, welche sich aber nicht loslösen, sondern im nächsten Sommer auf dem Blütenstengel der Mutterpflanze reifen.

Die zweite Art der Vermehrung ist gewiß sehr selten; ich selbst fand sie, obwohl ich im Laufe von 2 Jahren ungefähr 100 Exemplare von Neottia eingehend untersuchte, wobei ich meine Beobachtungen

das ganze Jahr hindurch anstellte, nicht öfter als ein bis zweimal. Es scheint mir, daß diese Adventivknospen am älteren Ende des Rhizoms entstehen, wodurch sie wahrscheinlich häufig dem Verfaulen ausgesetzt sind. Sie entstehen exogen in der Art von kleinen, mit Stärke gefüllten Wärzchen, die scharf vom Rhizom abgeschnürt sind, was ihre leichte Trennung ermöglichen soll. Es ist mir leider nicht gelungen, ihre weitere Entwicklung zu beobachten. Dagegen fand ich, wenn auch nicht oft, $1-1^1/_2$ cm große Häufchen von jungen Würzelchen mit der Spitze eines neuen Stengels, manchmal schon während des Abblühens des Mutterstengels zwischen den Wurzeln des älteren Teiles des Rhizoms, welch neue Pflänzchen sich zuweilen nur daran erkennen ließen, daß sie beim Auseinandernehmen der Mutterwurzeln aus dem Wurzelgewirr herausfielen und bisweilen sich ganz außerhalb der Mutterpflanze vorfanden. Obwohl jung, besaßen sie keinen Rest der Mutterwurzel, wie das bei den Wurzelknospen zu dieser Zeit der Fall zu sein pflegt; im Gegenteil pflegte ihr Ansatz zugespitzt oder schön abgerundet zu sein und besaß ein schwächeres Gefäßbündel, als im übrigen Teil der Achse des jungen Nestes zu beobachten war. Es ist freilich nicht die Möglichkeit ausgeschlossen, daß sie aus dem Samen oder irgend einer kurzen Wurzel entstanden sind, wie solche auch zwischen den längeren Wurzeln sich vorfinden; aber viel wahrscheinlicher scheint es mir, daß sie eben aus den erwähnten Adventivknospen entstanden, womit ihre leichte Loslösung von der Mutterpflanze gewiß nicht im Widerspruch steht.

Die letzte Art, durch die sich die Neottia vermehrt, ist unstreitig die interessanteste, und zwar auch durch die Literatur, welche dieselbe behandelt. Bereits von Vaucher und Reichenbach wurde sie beobachtet, genauer beschrieben von Prillieux; von Drude (l. c. pag. 16) wurde dieselbe als nicht existierend gänzlich in Abrede gestellt. Warming aber (l. c. pag. 3) gelang es, sie wieder zu finden, wenn auch nur an 2 Exemplaren: er schließt also, daß diese Erscheinung „synes at vaere meget sjeldnere“ (nämlich gegenüber die Vermehrung durch Achselknospen). Irmisch (III, pag. 507) sagt in der Erwiderung an Drude zwar, daß er sie fast jedes Jahr angetroffen habe, nichtsdestoweniger aber „manchmal häufig, manchmal spärlich“ und Beijerinck[1]) konnte sie überhaupt nicht feststellen. Endlich bemerkt Brundin[2]), der die-

1) Beijerinck, Beobachtungen und Betrachtungen über Wurzelknospen und Nebenwurzeln. Verhandelingen der koninklijke Akademie van Wetenschappen, Amsterdam 1887, pag. 17.

2) Brundin, Über Wurzelsprosse bei Listera cordata L. Bihang till kongl. Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar, Stockholm 1895, pag. 7.

selbe Art der Vermehrung bei Listera cordata beschrieb: „In bezug auf die Frequenz der Wurzelsproßbildung besteht also ein großer Unterschied zwischen L. cordata und Neottia, bei welcher letzteren die betreffende Vermehrungsweise ziemlich selten vorzukommen scheint.“ Und trotzdem kann ich nicht anders, als jene Erscheinung als ganz gewöhnliches, ja als normales Glied des Lebenslaufes von Neottia zu erklären. Ich untersuchte zu diesem Zwecke mehr als 10 voneinander bedeutend entfernte Standorte dieser Orchidee in Böhmen, einige zu verschiedenen Jahreszeiten, und ich machte keine Exkursion, ohne das Gesuchte zu finden [1]). Vielleicht ist die unrichtige Zeit des Suchens die Ursache der so verschiedenen Angaben. Es zeigt zich zwar diese Erscheinung manchmal schon im Mai in den Nestern, deren Sproß noch

1) Die Allgemeinheit dieser Erscheinung wird wohl die folgende Tabelle über die einzelnen Exkursionen bezeugen. Die Daten bezeichnen den Tag der Exkursionen, die erste Zahl die Anzahl der gesammelten alten, noch lebenden Mutter-Exemplare von Neottia überhaupt, die zweite (in fettem Drucke) die Anzahl jener, die deutliche Knospenbildung in Reichenbachscher Art zeigten.

Kourim: Älterer Laubwald, ziemlich guter Humus.
11. Sept. 1903: 6, **2**. 24. Mai 1904: 5, **3** (gerade blühende Exemplare). 18. Aug. 1904: 3, **1**. 13. Juni 1905: 2, **1**.

Silber-Skalice: Humöser Bergkamm, mit hohem Laubwald bewachsen.
20. Sept. 1903: 12, **7**. 29. Sept. 1903: 8, **6**. 16. Juli 1904: 9, **4**. 29. Aug. 1905: 3, **2**.

Jevany: Alter Humus-Buchenwald.
1. Nov. 1903: 5, **5**.

Dymokury: Feuchter Hain mit Kalkboden.
5. April 1904: 6, **4**.

Roždâlovice: Alte Fichten- und gemischte Waldbestände, stark humushaltig.
6. April 1904: 23, **14**. Diese Pflanzen, von denen viele schon sehr vorgeschritten waren, waren vielleicht für folgende Jahre zum Blühen bestimmt. Außer diesen fand ich noch eine Menge schon großer neuer Wurzelnester, die ins Glashaus gebracht, aufwuchsen — 8 an Zahl — und in der ersten Hälfte des Mai 1904 aufblühten, dann aber eingingen.

Gitschin: Humuswald in den Prachover Felsen.
7. Sept. 1904: 2, **2**.

Karlstein: Lichte Haine mit Kalkboden.
19. Juni 1904: 13, **2**. 23. Oktober 1904: 10, **6**. 8. Dez. 1904: 3, **3**. 17. Dez. 1905: 5, **5**.

Cernosice: Ähnlich.
13. Nov. 1904: 1, **1**.

Krivoklát: Älterer Humuswald.
1. Mai 1904: 1, **1**. (Ein vorjähriges Fxemplar, noch frisch; es hatte eine größere Achselknospe angesetzt.)

Außerdem wurde Neottia auch mehr gelegentlich gesammelt, so bei Schwarz-Kostelec, Sázava etc.

in Blüte steht, jedoch ist die günstigste Zeit für diese Art der Vermehrung der Spätherbst, warme feuchte Tage Ende September, auch Oktober, sowie der Beginn des Frühlings, was nämlich die Wurzelhäufchen anbelangt, deren Endsprosse im Herbst noch nicht angelegt waren; man kann dieselbe am besten in tiefem, lockerem Humus verfolgen. Was die einzelnen Individuen anbelangt, so pflegt diese Erscheinung selten auf einzelne Wurzeln beschränkt zu sein. Gewöhnlich fangen mehrere zu sprossen an, ja an einem nicht besonders großen Neste zählte ich über 20 schon ziemlich ausgewachsener Reichenbachscher Stadien, die freilich nicht alle heranwachsen können. Vielleicht zeigt sich auch hierin eine Analogie mit der Vermehrung durch Samen. Am besten beweist jedoch die Häufigkeit dieser Erscheinung für Neottia die Tatsache, daß an mehreren Wurzelnestern, die, der Natur entnommen[1]), im Glashaus gezüchtet wurden, sich im Herbste diese Art der Vermehrung ebenso gezeigt hat, und zwar in ziemlich großer Menge (an einem Exemplar begannen 4, am zweiten 7, am dritten 8 Wurzeln an ihrem Ende Wurzeln zu bilden). Die Wurzelsprosse erreichten eine Größe von 1 cm und mehr, wenn es begannen sich auch an den Knospen neue Wurzeln zu bilden. Durch unvorsichtiges Begießen wurde jedoch ein Absterben der meisten Exemplare verursacht. In der Muttererde, in der sie gebracht wurden, hielten mir übrigens mehrere Exemplare über den ganzen Winter aus und es wuchsen — wenn auch nach längerer Zeit — ihre Achselknospen bedeutend heran. Kleine Achsel- und Wurzelnester, die in der Natur entstanden sind und losgelöst waren, ist es mir nicht gelungen zur Vollendung des Wachstums zu bringen. Wenn sie auch lange Zeit im Institut aushielten, gingen sie doch schließlich ein; nur bei großer Vorsicht gelang es mir, ein kleines Achselnest — gesammelt bei Karlstein 23. Oktober 1904, isoliert — bis zum Blühen zu züchten, was jedoch vom Herbst bis Anfang Juli währte. An alten Wurzeln, die ich vom Ursprungsnest loslöste, zeigten sich außer den kleinen „Endknospen" wenigstens einige Spuren des Beginnes dieser Vermehrung; es litten aber die im Institute gezüchteten Pflanzen unter anderem durch einen gewissen parasitischen Pilz, der sich in den Wurzeln in kurzer Zeit eingenistet hatte. Ich züchtete Neottia in einem kalten Gewächshause, in größeren Töpfen und an einem hierzu hergerichteten Orte, wohin die Erde aus dem Walde gebracht wurde, aus dem die Neottien stammten. Manche Neottien aus Rožďalovice wurden bei der größten Umsicht bald rot und verfaulten; die Karlsteiner hielten einen be-

1) Sie stammten aus der Gegend von Karlstein, 19. Juni 1904.

deutenden Grad der Trockenheit aus; diejenigen von Jevany züchtete ich im Laboratorium in einem Glasgefäß ohne jede Schwierigkeit und benützte dieselben zur Züchtung ihres Pilzes.

Es entsteht nun die Frage, in welchem Grade diese Erscheinung an der vegetativen Vermehrung von Neottia Anteil nimmt. Nach Irmisch (III, pag. 507) entwickeln sich nur wenige von den derart entstandenen Pflänzchen so weit, daß sie blühen könnten; die meisten sollen verkümmert bleiben, bald braun werden und auf einer noch niedrigen Entwicklungsstufe absterben. Auf Grund der Angaben von Irmisch mußte auch Goebel[1]) Anthurium der Neottia gegenüberstellen, da aus dem Wurzelende jenes Anth. stattliche Sprosse sich entwickeln. Irmischs Ansicht kann ich aber nicht bestätigen. Vor allem fand ich eine solche Menge von großen neuen Nestern in der schönsten Entwicklung, bei denen die Mutterwurzel noch nicht abgefault war, und die mit der Mutterpflanze noch so zusammenhingen, daß sie ihren Ursprung als Wurzelknospen verrieten, daß ich nicht darüber im Zweifel sein kann, daß diese Art wesentlich zur Vermehrung von Neottia beiträgt. Freilich sterben auch Wurzelsprosse ab, aber zumeist kann man hierfür eine Ursache feststellen, so wie zum Beispiel die ungewöhnliche Hitze des vorigen Sommers (1904), wo viele auch ältere Sprosse in unseren Gegenden umkamen — und offenbar auch jene, welche schlecht angelegt wurden.

Aber auch an von der Mutterpflanze losgelösten jungen Sprossen, sogar an den schon blühenden, kann ihr Ursprung schon nach ihrer Struktur verläßlich festgestellt werden. (Von allen zweifelhaften Fällen habe ich abgesehen.) Die Achselknospen zeigen eine Rhizomstruktur, d. h. vollständige Gefäßbündel, die mehr oder weniger in einem Kreise angeordnet sind. Die am Wurzelende entstandenen Sproße zeigen in ihrer Anfangspartie, die manchmal hornförmig gekrümmt und dünner ist, ein einziges sehr reduziertes Gefäßbündel, beziehungsweise ein noch völlig undifferenziertes Gewebe; die Ursache dieser Erscheinung wird aus der späteren Beschreibung hervorgehen. Einigermaßen erinnern diese Verhältnisse an die vermeintlich adventiv entstandenen Sprosse, mit denen sie vielleicht auch verwechselt werden könnten. Doch kommen diese Knospen, wie bereits gesagt, selten vor. Außerdem weist die Regelmäßigkeit der dreifachen Schicht des Mycorrhizapilzes (die äußeren zwei Schichten von Pilzverdauungszellen, die innere Pilzwirtzellenschicht nach Magnus[2])).

1) Goebel, Über Wurzelsprosse von Anthurium longifolium. Botanische Zeitung 1878, pag. 646.

2) W. Magnus, Studien an der endotrophen Mycorrhiza von Neottia Nidus avis L. (Jahrb. für wiss. Botanik 1900, Bd. XXXV.)

auf eine normale Entwicklung des Pilzes im neu entstandenen Gewebe hin, während in den älteren Teilen des Stammendes die den Pilz enthaltenen Schichten häufig nicht in so regelmäßiger Anzahl vorkommen. Auch pflegt deren Folge nicht so regelmäßig zu sein. Das alles weist auf den Wurzelursprung der neuen Sprosse. Und so muß man gestehen, daß auch die Reichenbachsche Vermehrungsart bei Neottia einen ziemlich großen Anteil an der Erhaltung der Art hat. Durch die beiden Arten zusammen pflanzen sich ungefähr zwei Drittel aller Individuen fort, während etwa ein Drittel zugrunde geht, ohne sich vermehrt zu haben.

Das jüngste Stadium des neuen Individuums, das am Wurzelende entstanden ist, erscheint als ein weißliches Wärzchen an der Wurzelspitze, welche Knospe sich dann in die Länge streckt und gewöhnlich durch einen dünnen, verengten Hals mit der Mutterwurzel zusammenhängt. Die Ähnlichkeit mit einer Knospe ist aber eine rein äußerliche. Der beste Beweis dafür ist der keineswegs seltene Fall von stärkeren dickeren Wurzeln, wo die neu entstandene Sproßspitze ohne Einschnürung, häufig im ganzen Umfang des Vegetationskegels mit dieser Wurzel verbunden ist. Nach dem Umfang der meristematischen, auch nach längerer Ruhe teilungsfähigen Partie auf dem Vegetationskegel ist der Zellenkomplex, welcher die Knospe entstehen läßt, kleiner oder größer. Er kann als ein winziger Auswuchs durch das Wachstum jener Partie entstehen und ist dann von der Wurzel mehr oder weniger abgeschnürt, eventuell kann er ohne Hals mit ihr vereinigt sein. Der so entstandene neue Scheitel bildet bald das erste Blatt und darunter die erste Wurzel, beide exogen und gleich darauf neue Schuppen und Wurzeln resp. auch Achselknospen und wächst meistens lange Zeit in der Richtung der Mutterwurzel, bis er sich negativ geotropisch nach aufwärts krümmt. Sonst pflegen die Adventivknospen an den Wurzeln sowie an den Rhizomen mit ihrer Längsachse senkrecht zur Achse des Mutterteiles gerichtet zu sein, hier fallen die Achsen der beiden Teile zusammen. Übrigens kann, wenn auch selten, die Neottia echte Adventivknospen an den Flanken der Wurzel hinter der Spitze bilden, wie es Irmisch (III, pag. 509) gefunden hat. Das sind dann Knospen, für welche ein neues Meristem gebildet werden muß. Die Ursache der Bildung einer neuen Sproßknospe gerade am Vegetationspunkt liegt aber doch nicht darin, daß sich nur dort ein teilungsfähiger Zellenkomplex befindet, denn ich habe eine interkalar entstandene junge Seitenwurzel in der Mitte einer etwa 3 cm langen Wurzel gefunden.

Es handelt sich hier also, wie wahrscheinlich schon Irmisch (II, pag. 472) geahnt hat, um eine ganz andere Erscheinung, als um

die Entstehung solcher Adventivknospen (wie wir sie sonst kennen), die an den Wurzeln vorkommen, und bei Neottia nur das Merkwürdige an sich hätten, daß dies am Wurzelende geschieht.

Eine große Anzahl von größeren und kleineren „Terminalknospen“ wurde in dünne Schnitte mit einem Rasiermesser oder dem Mikrotom in Serien zerlegt; die nach den üblichen Methoden fixierten Schnitte wurden mit Parakarmin durchfärbt, diejenigen, welche von freier Hand hergestellt wurden, wurden mit verschiedenen zum Tingieren verholzter Elemente geeigneten Farbstoffen gefärbt; auch Phloroglucin wurde mit Vorteil verwendet. Nun suchte ich zu erforschen, wie sich der „Übergang“ von der Wurzel zu dem neuen Stengel gestalten wird — hauptsächlich wurde das Verhalten der gefärbten Gefäße untersucht. Das in der Regel tetrarche Bündel der Mutterwurzel wird reduziert, je mehr wir uns dem Anfange der neuen Knospe nähern. Die Gefäße der einzelnen Holzpartien nehmen ab, die Xylemplatten werden kleiner, einzelne verschwinden. Die Gefäße rücken meist gegen das Zentrum der Wurzel hin, wo dann in der Mitte gewöhnlich ein Bündel von einigen Tracheiden bleibt. Zu diesen gesellen sich einige wenige neue Gefäße und dieses zentrale Xylem vermittelt die Wasserverbindung zwischen beiden Teilen. So pflegt dies bei dickeren Wurzeln zu sein. Bei den dünneren, gewöhnlichen kann die Reduktion so weit gehen, daß am Halse, an der Einschnürung, wo im vorigen Fall sich eine reduzierte Gruppe von Gefäßen gezeigt hatte, diese ganz verschwinden und ein parenchymatisches, großzelliges Gewebe an ihre Stelle tritt, aus dem sich dann in der Knospe selbst wieder de novo Gefäße bilden und zwar wieder im Zentrum. Daher die Struktur jener oben erwähnten verengerten Teile am Anfang der Wurzelnester, die auf die Reichenbachsche Art entstanden sind. Bei einigen auffallend gestreckten Endanschwellungen, die nichtsdestoweniger erst bis am Gipfel ein bis zwei verkümmerte Würzelchen bildeten, wurde im Halse ein Parenchym beobachtet. Dieses setzte in der Knospe an eine zentrale Gruppe von Gefäßen an, welche sich bald an die Peripherie zogen. Die Gefäße hörten jedoch bald wieder auf, es folgte ein zentrales Parenchym, worauf die frühere Differenziation von Gefäßen von neuem erschien. In diesem Stadium bildeten sich neue Gefäße, die sich zu den zentralen gesellten oder auch außerhalb dieser erschienen, bald die Tendenz zeigend, sich kreisförmig anzuordnen. Endlich erscheint die bekannte Rhizomstruktur, die aus isolierten kollateralen und leptozentrischen Kribrovasalbündeln besteht.

Das Gefäßbündel reduzierte sich also im eingeschnürten Verbindungsteil zwischen der Mutterwurzel und der Endknospe und was die

Holzteile betrifft, verschwand es in einigen Fällen ganz. Es nahm dann in der Knospe das Gewebe des neu entstandenen Teiles eine Rhizomstruktur an. Man darf hier nicht vom Übergang der Gefäßbündel reden, wie dies z. B. bei den hypokotylen Teilen am Platze ist, es gibt hier keine Inversion, Dédoublement der einzelnen Teile usw. Es induziert hier dem neu entstandenen Teile der alte seine Struktur nicht. Die Wurzel beginnt nach einer Ruhezeit von neuem weiter zu wachsen, aber als ein Stengel, sie beginnt sich als ein Stengel zu differenzieren. Es fängt wieder der Vegetationskegel an durch Zellteilung zu fungieren, aber keineswegs wie ein Wurzel-, sondern wie ein Stammscheitel, und zwar von der Zeit an, wo er die Wurzelhaube abgeworfen hat, obgleich die biologischen Verhältnisse dieselben geblieben sind (denn die alte Wurzel und die junge neue Pflanze ernähren sich auf dieselbe Weise aus dem Humus) und obgleich die Struktur des Pflanzenteiles in engster Abhängigkeit von ihrer Funktion zu sein pflegt. Es ist augenscheinlich, daß man hier an Faktoren denken muß, die entweder ein Wurzelwachstum bedingen, oder ein Stengelwachstum auslösen. In der Natur habe ich ein Wachstum mit gemischter Struktur niemals gefunden.

Die Sproßbildung an dem Wurzelende zeigt sich bei der Neottia erst in einem bestimmten Alter der Pflanze. Kein einziges Mal fand ich bei Exemplaren, die eben abgeblüht waren, daß sich am Ende der jungen Wurzeln ein neues Wurzelnest ausgebildet hätte. Immer waren mit denselben in diesem Falle die ältesten Wurzeln versehen, deren Längenwachstum bereits aufgehört hatte. Im Herbst jedoch oder im Frühjahr können die meisten Wurzeln ohne Unterschied mit der Vermehrungsfunktion betraut werden. Es liegt da eine Erscheinung vor, deren Grund in der Organisation der Neottia zu suchen ist. Wie erwähnt, sind alle Wurzeln exogenen Ursprungs, sie hängen mit der Mutterpflanze nicht allzufest zusammen. Die Folge davon ist, daß in einem gewissen Alter der Pflanze dieser Zusammenhang aufgehoben wird; offenbar lösen sich zuerst die parenchymatischen Teile des Rhizoms und der Wurzel voneinander los, später auch diejenigen der Gefäßbündel. Die Wurzeln lockern sich von ihrer Achse, welche Lockerung im Falle eines vollständigen Abfaulens des Rhizoms im Zerfallen des Nestes in selbständige Elemente gipfelt. Man kann sagen, in Individuen: dank ihrer saprophytischen Lebensweise sind nämlich die Wurzeln durchweg noch weiteren Lebens und in vielen Fällen auch eines weiteren Wachstums fähig, nachdem sie aber selbständig geworden sind, wachsen sie auch als selbständiges Ganze, d. h. als seitliche Glieder

hervorbringende Achsen. Durch die Aufhebung des Zusammenhanges zwischen einzelnen Organen der Neottia-Pflanze, nämlich dem „Rhizom" und den Wurzeln, wird auch Lockerung der Korrelationsbeziehungen zwischen diesen Teilen bedingt, welche Lockerung die oben geschilderten Regenerationsvorgänge auslöst.

Welches Maß der Störung — sei es in der äußeren, sei es eventuell schon in der inneren Organisation — genügt, um das Sproßwachstum auf der nicht mehr wachsenden Wurzel auszulösen, und ähnliche diesbezügliche Fragen lassen sich allerdings nicht auf Grund einer bloßen Beobachtung in der Natur beantworten. Infolge der regelmäßigen alljährlichen Wiederholung der Erscheinung kann man schließen, daß die fragliche Störung nicht groß sein muß. Schon das Abblühen des Stengels und sein Vertrocknen kann den Anfang machen. Tatsächlich stehen da aber die Wurzeln oft nicht mehr in normalem Zusammenhang mit der Achse; es verrät dann schon ihre gebräunte, vertrocknete oder verfaulte Basis und ähnliches ihre baldige Ablösung vom Rhizom. Das Durchschneiden der Gefäßbündel zum Zwecke der Störung der Stoffzufuhr, was ich an einem Exemplare ausgeführt habe, führte nicht zum Ziele, denn das Nest ging, möglicherweise freilich aus anderen Gründen, durch Fäulnis ein.

Interessant wird es sein, die Angaben zu vergleichen, soweit sie sich auf ähnliche Erscheinungen bei anderen Pflanzen beziehen. Brundin (l. c. pag. 6) gibt für Listera cordata an, daß sich an der Seite des Wurzelscheitels, der sich in einen Stengel umgewandelt hat, exogen eine seitliche Wurzel bildet, die sich in die Richtung der Mutterwurzel stellt und gleichfalls in einen neuen Sproßgipfel übergeht, wodurch ein mehrmals sich wiederholendes Sympodium entsteht. Ein solches Sympodium läßt sich sehr schwer aus dem Boden herauspräparieren, „weil die Wurzeln dieser Art einen sehr lockeren Bau besitzen und deshalb leicht zerrissen werden." Es ist also nicht unmöglich, daß dasselbe physiologische Prinzip bei dieser Listera wie bei Neottia herrscht. Asplenium esculentum Pr. und Platycerien[1]) scheinen sich jedoch etwas abweichend zu verhalten und der Fall scheint verwickelter zu sein schon wegen dem augenscheinlich endogenen Ursprung der Wurzeln. Nichtsdestoweniger gibt es einige Angaben, daß die Erscheinung „der Umwandlung der Wurzelspitze in den Stengelgipfel" an alten Exemplaren beobachtet worden ist, und nicht minder beachtenswert ist es, daß sie sicher sich einfindet, wenn man ein Stück gesunder Wurzel von der

1) Rostowzew, Beiträge zur Kenntnis der Gefäßkryptogamen. Flora 1890, pag. 159.

Mutterpflanze abschneidet[1]). Rumex acetosella (Beijerinck l. c. pag. 39) scheint mir morphologisch einigermaßen an die Platycerien zu erinnern. Mit den Versuchen einer Züchtung isolierter Blätter von Farnkräutern (Adiantum Edgeworthi u. a.) habe ich begonnen.



Fig. 1.

Durch die Wurzelsprosse und mit Hilfe von Knospen wird bei Neottia die Mycorrhiza von einem Individuum auf das andere übertragen; Neottia ist also ein Beispiel einer in der Tat so dauerhaften Symbiose, wie es die Flechten sind, bei denen die Alge in den Soredien

---

1) Siehe auch Goebel, Organographie, pag. 436.

zusammen mit dem Pilz vorkommt. Ein ähnlicher Fall ist für Psilotum bekannt. Nur ein einziges Mal sah ich bei einer ungefähr 3 cm großen Knospe, die aus einer Schuppenachsel in einer Kultur erzogen worden war, daß sie die Mycorrhiza nicht besaß; die Wurzeln unterschieden sich jedoch weder durch ihre Form, noch durch die Struktur von den mit einer Mycorrhiza versehenen Wurzeln. Nur die inneren Zellen etwa derjenigen Schicht, wo in den infizierten Wurzeln Pilzverdauungszellen sein könnten, waren größtenteils weniger gestreckt und kleiner. Offenbar war die Unregelmäßigkeit der Infektion in den verschiedenen Rhizomteilen die Ursache davon, daß die Knospe überhaupt nicht infiziert wurde. Und so ist es nicht zu wundern, daß der Pilz sich an seinen Wirt so gebunden zeigt, daß er bisher aus ihm nicht gezüchtet werden konnte[1]).

Trotzdem habe ich die Sache nochmals versucht. Die Wurzeln von Exemplaren, welche im September und Anfang November gesammelt waren, wurden isoliert und nach gehöriger Reinigung $1^1/_2$—2 Minuten lang in 1 % Sublimatlösung sterilisiert, hierauf wieder gewaschen und unter allen möglichen Kautelen in Scheibchen zerschnitten, die auf Gelatineplatten übertragen wurden. (10 % Gelatine, 10 ccm Meyers stickstoffreie Nährlösung[2]), 90 ccm H_2O, 1 g Pepton und 1 g Dextrose, eventuell wurde als Nährstoff ein schwacher Salepdecoct benutzt.) Die Kulturen wurden in einem ungeheizten großen Lokale bei einer Durchschnittstemperatur von 5° C gelassen.

Es wurden absichtlich lange alte Wurzeln benützt, da der Gedanke nahe lag, ob sich nicht vielleicht so der augenscheinlich schon abgeschwächte Pilz durch ein Nährmedium hervorlocken ließe. Nach etwa 10 Tagen begann sich von den Scheiben ein weißliches Mycelium auszubreiten. Es wurden also einige von den Scheiben in Němecs Fixierungsflüssigkeit (einer Mischung von Pikrin-Essig-Schwefelsäure), fixiert, in der gebräuchlichen Weise gehärtet, mit Paracarmin durchfärbt und eingebettet schließlich in Paraffin mit dem Mikrotom in Serien zerlegt. An den Präparaten zeigte sich ganz sicher, daß in vielen Fällen der Pilz wirklich zu wachsen begann, und zwar hauptsächlich waren es Hyphen, die aus den Pilzwirtzellen (in den Figuren durch *W* bezeichnet) hervorgegangen waren. Die beiliegende Abbildung (Fig. 1) wurde auf Grund eines solchen Schnittes entworfen. Der aus der Scheibe herausgewachsene Pilz bleibt genau auf die drei ursprünglichen

1) Näheres siehe: Comptes Rendues, Paris 1904, Tome CXXXVIII. (Galaud, De la place systématique des endophytes d'Orchidées.)

2) Meyer, Praktikum der botanischen Bakterienkunde 1903, pag. 15.

Schichten beschränkt, wodurch seine Provenienz am besten bezeugt wird. Die oberflächlichen Schichten sind kollabiert, jedoch von einem fremden Pilz absolut frei. Ebenso sind die mittleren Gewebe nicht von einem anderen Pilz durchdrungen. Alle Zellen sind da vollständig durch das Pilzmeristem ausgefüllt, welches bis zu ihren Wänden reicht; diese sind oft ganz verschwunden. Der Inhalt der Zellen hat ein homogenes Aussehen, da die Klumpen — in der Schichte *V* — abgestorbene Überreste der Pilzknäuel, die sonst an mehreren Orten des Scheibchens, wo der Pilz weniger aufgewachsen war, sich gut zeigen, offenbar durch die Hyphen wieder verspeist werden. Der Schnitt selbst stammte, nach dem Gefäßbündel zu urteilen, aus einem bereits älteren Gewebe; aber wenn er auch vielleicht von einem jüngeren Teil der Wurzel herrühren sollte, wo sich der Pilz noch im meristematischen Stadium befand, so ist dennoch das Bild des herangewachsenen Myceliums von dem Mycelium einer normalen Wurzel vollständig verschieden. Fig. 2 stellt einen Schnitt durch eine normale Wurzel in ihrem jüngeren Teile dar; *W*=(meistens) Pilzwirtzellen, *V*=Pilzverdauungszellen (wie in der Fig. 1). Beide Figuren wurden bei einer Vergrößerung von Reichert, Obj. 8, Oc. 1, gezeichnet.

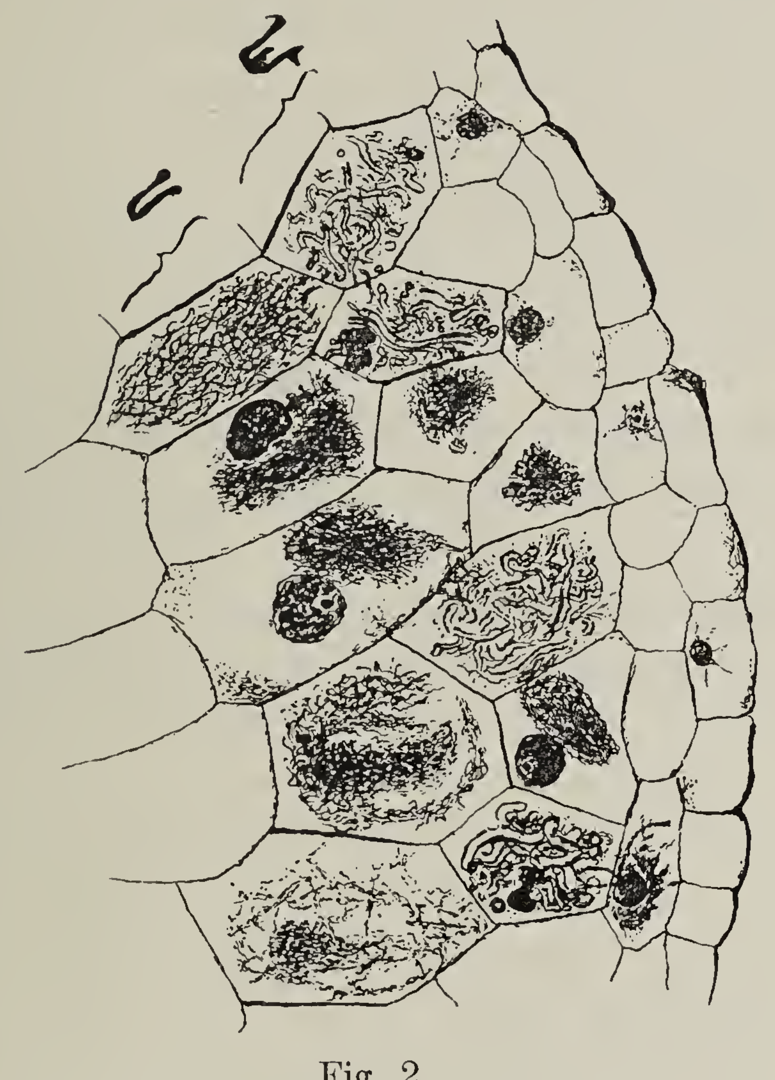


Fig. 2.

In der Scheibe, nach welcher das Bild gezeichnet wurde, ist der Pilz nur an einigen wenigen Stellen in die Gelatine herausgetreten; in anderen Fällen wurde dies öfters und in größerem Maße beobachtet. (Genau ließen sich aber im Gegenteil die — allerdings nicht zahlreichen — Fälle verfolgen, wo noch ein anderer Pilz im Inneren der Wurzel war.) Nach einiger Zeit begannen sich im zunächst gelblichen, dann bläulichen Mycelium der Gelatineplatte glatte Vesikeln zu entwickeln, die meistenteils apikal entstanden; diese Gebilde wurden auch im Mycelium, das in den Scheiben selbst entstanden war, festgestellt, worauf zuletzt

Konidien in der Form eines Verticilliums in den Kulturen erscheinen. Daß dieser Pilz, der auf der Gelatine sich zeigte, zu dem den Scheiben entsprossenen Pilze gehörte, werde ich — obgleich ich ihn in fünf nacheinander wiederholten Versuchen immer in mehreren Petrischalen rein gezüchtet habe, und obgleich sein feines Mycelium sich in absolut keiner Weise von dem der Neottia unterschied — nicht früher behaupten, als bis es mir direkt zu verfolgen gelingt, wie der Pilz aus den Scheiben in Fruktifikationen auswächst, oder solange ich nicht einen anderen ähnlich sicheren Beweis erhalten werde. Sonst waren die Kulturen, offenbar dank der niedrigen Temperatur, über Erwarten rein; es zeigte sich nicht jene kleine Penicillium-Art, die sehr oft die Wurzeln von Neottia überzieht, ja nicht einmal Sepedonium, welches sich fast immer in verfaulenden Neottien vorfindet. Fusarium habe ich in der Kultur nur einmal gefunden. In Kulturen, die im Frühling und im Sommer angestellt wurden, gelang es mir weder, obzwar dieselben auch künstlich abgekühlt wurden, den Pilz in den Wurzelteilen zum Keimen zu bringen, noch jene Verticilliumform zu züchten.

Wenden wir uns noch der Organographie von Neottia zu. Alle Wurzeln bilden sich bei derselben exogen aus, die Art ihrer Bildung ist für die Pflanze höchst zweckmäßig: sie erleichtert die vegetative Vermehrung. Abgesehen von der Orchidee Listera cordata, wo ihr dieselbe Bedeutung zukommt, kann man im Falle des exogenen Ursprunges der Wurzeln aus der übrigen Pflanzenwelt noch auf einige Cruciferen, dann auf Selaginella und Phylloglossum (Tieghem & Douliot, Bower) hinweisen. Aber auch bei Stigmaria ficoides wurden sämtliche Wurzelappendices exogen angelegt [1]), und da sie überdies sich gar artikuliert an die Mutterachse anfügten, kann die Frage gestellt werden, ob nicht dieser Sache auch eine bestimmte biologische Bedeutung zukam. Ohne mich weiter auf dieses hypothetische Feld zu begeben, verweise ich nur auf die Knospe, welche Corda [2]) am Ende einer Wurzel von Stigmaria abbildet und beschreibt; der Appendix selbst ist 3 dm lang, die ovale, durch einen engeren Verbindungsteil mit dem Wurzelende verbundene Knospe 3.5 cm lang, 2,3 cm dick (die Abbildung bei Corda ist, nach dem Original zu urteilen, das ich zu beobachten Gelegenheit hatte, nicht völlig gelungen). Und ähnliche Befunde Goldenbergs lassen nicht die Erklärung zu, daß es sich hier um eine zufällige, vielleicht pathologische Erscheinung handeln würde. Ich beabsichtige schließlich nicht, die bekannten Theorien von Renault-

1) Siehe Scott, Studies in fossil Botany 1900, pag. 229.

2) Corda, Beiträge zur Flora der Vorwelt 1845, pag. 33, Taf. XII, Fig. 1.

Grand'Eury über die Entstehung der Sigillarien aus Stigmaria-rhizomen auseinanderzusetzen; es ist jedoch vielleicht wenigstens erwähnenswert, daß Grand'Eury in einem Falle eine junge, noch knollenförmige Sigillaria auf der Spitze[1]) eines gewissen, von allen Wurzelappendices freien Gebildes (nach ihm Stigmariarhizom) gefunden hat. Möglicherweise werden es noch spätere Funde aufklären, ob sich nicht die Wurzelappendices von Stigmaria durch die „Knospenbildung" am Ende der Wurzeln analog wie bei Neottia auch an der vegetativen Vermehrung der Formen, zu denen sie gehörten, beteiligt haben.

Resultate:

1. Die Sproßbildung an den Wurzelenden von Neottia nidus avis, eine normale Erscheinung im Lebenszyklus dieser Orchidee, trägt gültig zur vegetativen Vermehrung derselben bei.
2. Sie wird ausgelöst durch die Störung der korrelativen Beziehungen zwischen der Achse des Wurzelnestes und ihren Seitenwurzeln selbst. was meist durch die Lockerung des Zusammenhanges zwischen diesen Teilen geschieht, welche Lockerung in extremen Fällen im Zerfalle des Nestes in die noch zum weiteren Leben fähigen Elemente gipfelt.
3. Der Mycorrhiza-Pilz wird konstant auf die Tochterindividuen übertragen, läßt sich jedoch nichtsdestoweniger auf künstliches Nährsubstrat herauslocken und isoliert kultivieren.[2])

Am Ende fühle ich mich verpflichtet, meinem hochverehrten Chef Herrn Prof. B. Němec für seine mir gütig erteilten Ratschläge, mit denen er meine Arbeit begleitete, meinen aufrichtigen Dank auszusprechen.

Prag, Pflanzenphysiologisches Institut der böhmischen Universität.

---

1) Nach Solms-Laubach, Über Stigmariopsis Grand' Eury 1894, pag. 8; vgl. auch Laubachs Copie, ebd., Taf. III, Fig. 7.

2) Im Verlaufe des Druckes setzte ich meine Studien über die Reichenbachsche Regeneration der Wurzelspitzen von Neottia fort. Auf die neu entdeckten interessanten Tatsachen, z. B. wie an einer seitlichen Achselknospe, welche wahrscheinlich infolge des Druckes seitens der gedrängten Nachbarwurzeln ihr Wachstum eingestellt hat, alle Würzelchen kaulomartig auszusprossen beginnen und auf andere Erscheinungen werde ich vielleicht später Gelegenheit finden einzugehen. Die soeben genannte Sprossung kann man auch an ganz jungen Würzelchen, auch an derartigen, welche nicht länger als $2^1/_2$ mm sind, der noch unterirdischen Sprosse auslösen, wenn man die Wurzeln abschneidet; es brauchen also dieselben keine Ruheperiode vorher durchzumachen. Was den Neottia-Pilz betrifft, so habe ich an den neu aus den keimenden Wurzelscheibchen hergestellten Präparaten neben den Fällen, wo ein deutliches herauswachsen des Pilzes aus den Pilzwirtzellen zu sehen war, auch beobachtet, wie die peripheren Hyphen der bisher noch nicht abgestorbenen Klumpen sowie auch die dünnen Hyphen in den Pilzwirtzellen, soweit die Schnittfläche mit der Gelatineplatte in Berührung war, auszusprossen begannen auf eine Art, welche der sogenannten Hefesprossung nicht unähnlich war; an einigen Hyphen, welche schon in die Gelatine ausgetreten sind, aber doch direkt mit dem Wurzelpilze zusammenhingen, ließen sich einige Verticillium-Fruktifikationen konstatieren.

Beiträge zur Kenntnis der Keimung der Laubmoossporen und zur Biologie der Laubmoosrhizoiden.

Von **Kurt Schoene.**

Einleitung.

Die folgenden Untersuchungen wurden von dem Gesichtspunkt geleitet, die reichen Mengen bekannten Materials über die Biologie der Laubmoosrhizoiden zu ergänzen. Es war selbstverständlich, daß neben den Rhizoiden der eigentlichen Laubmoospflanze auch denen des Protonemas Aufmerksamkeit zu schenken war; von diesen aber besonders den bei der Keimung auftretenden Rhizoiden, da deren Entwicklung noch wenig Beachtung gefunden hat. Eine Untersuchung der Keimungsvorgänge unter alleiniger Berücksichtigung der Rhizoidenentfaltung der keimenden Sporen wäre jedoch ein einseitiges Vorhaben gewesen; Rhizoid wie Chloronema stehen in engster Korrelation und verlangen eine gemeinsame Behandlung. Es ergab sich somit die Notwendigkeit, um zu einem richtigen Verständnis der bei der Sporenkeimung auftretenden Rhizoidenbildung zu gelangen, die Keimung der Sporen im allgemeinen ohne alleinige Betonung der Rhizoiden ins Auge zu fassen.

Historisches.

Die Keimung der Laubmoossporen wurde zuerst von Hedwig[1]) eingehend beschrieben und richtig abgebildet. Den Anschauungen der damaligen Zeit entsprechend verglich er diesen Vorgang mit der Keimung des Samens höherer Pflanzen, nannte die Spore selbst den Samen und den Vorkeim Cotyledo.

Weit genauer waren die Untersuchungen Nägelis und Schimpers über die Sporenkeimung und die Entwicklung des Vorkeims. Nägeli beobachtete zuerst, daß das konfervenähnliche Protonema auch in den Boden eindringen könne, daß dann die Membran braune Farbe annimmt und daß die Querwände nicht mehr senkrecht, sondern schief zu den Längswänden orientiert sind. Schimper berücksichtigte hauptsächlich

1) Hedwig, „Fundamentum muscorum", Vol. II, 1782.

die biologischen Verhältnisse des Protonemas und wies auf die Ähnlichkeit seiner Wurzelfäden mit den Wurzelhaaren der Gefäßpflanzen hin.

Nach ihnen haben zahlreiche andere Forscher, wie Gümbel[1]), Müller-Thurgau[2]), Goebel[3]) und Paul[4]), die Untersuchung der Sporenkeimung von neuem aufgenommen. Auf ihre speziellen Verdienste einzugehen, würde zu weit führen; es sei hier nur eine Zusammenfassung der bekannten Keimungserscheinungen bei Funaria hygrometrica, dem für diese Beobachtungen am meisten verwandten Objekt, gegeben.

Bringt man Sporen dieses Laubmooses in für sie günstige Keimungsbedingungen, so schwillt nach einiger Zeit der Inhalt der Spore stark an und sprengt das die Sporenzelle umgebende Exosporium, oft mit solcher Heftigkeit, daß es fortgeschleudert wird und das Endospor frei liegt. Bald darauf wölbt sich das Endospor nach einer Seite schlauchförmig vor, und diese Ausstülpung wird durch eine Querwand von dem Inhalt der Sporenzelle abgetrennt. Durch acropetales Wachstum dieses Schlauchs entsteht ein mehrzelliges, chlorophyllführendes Gebilde, das Protonema, im Bau und Habitus einer Confervoidee gleichend. Die das Protonema in einzelne Zellen gliedernden Querwände stehen normal zu den Längswänden oder weichen nur wenig von einem rechten Winkel ab. In zahlreichen Fällen entsteht auch an der diesem Faden entgegengesetzten Seite eine der ersten ganz gleiche Ausstülpung, die denselben Entwicklungsverlauf wie diese nehmen und zu grünem Protonema werden kann. Ebenso häufig tritt aber der Fall ein, daß diese zweite Ausstülpung zu einem chlorophyllarmen Rhizoid wird, das das Bestreben zeigt, in den Boden einzudringen, und dessen Querwände eine Neigung von 45° aufweisen. Derartige Rhizoiden mit den gleichen Eigenschaften können sich auch als seitliche Auszweigungen des grünen Protonemas bilden.

Abweichungen von dieser eben beschriebenen Keimungsart zeigen nach Zederbauer[5]) Arten der Gattungen Hypnum, Rhodobryum,

---

1) Gümbel, „Der Vorkeim", Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Moospflanze." Nova acta Leop., T. XXIV, 1854.

2) Müller-Thurgau, „Die Spormooskeime und Zweigvorkeime der Laubmoose." Sachs, Arbeiten des Bot. Instit. Würzburg I, pag. 475.

3) Goebel, „Muscineen". Handb. d. Bot. von Schenk, Breslau 1882, Bd. II, pag. 383.

4) Paul, „Beiträge zur Biologie der Laubmoosrhizoiden." Englers Jahrbücher, Bd. XXXII, pag. 231.

5) E. Zederbauer, „Beobachtung der Keimung bei einigen Laubmoosen", Österreichische bot. Zeitschrift, 52. Jahrg., Wien 1902, pag. 84 u. 85.

Bryum, Leskea, Amblystegium, Mnium und Barbula, indem aus der Spore nur ein grüner Protonemafaden oder ein zweiter an irgend einer Stelle der Spore entspringt, ein von der Spore ausgehendes Rhizoid dagegen wie bei Funaria fast nie zu beobachten ist.

Die Keimung der Sphagnaceensporen wurde zuerst von Hofmeister[1]) untersucht. Er stellte fest, daß diese Sporen nicht wie die übrigen Moose zu einem Fadenvorkeim, sondern zu einem thallusartigen Flächenprotonema auskeimen. Schimper[2]) unterzog die Sporenkeimung der Sphagnaceen einer Nachuntersuchung, sowohl auf festem Substrat wie auf Wasserkulturen, und unterschied zwei Formen von Vorkeimen bei diesen Moosen, ein Landprothallium und ein Wasserprothallium. Das erstere entspricht der von Hofmeister beschriebenen Form. Aus der Endzelle eines kurzen fadenförmigen Gebildes entsteht durch Teilung nach zwei Richtungen des Raumes ein Flächenvorkeim von lebermoosartigem Habitus und mit in die Unterlagen eindringenden Rhizoiden. Das „Wasserprothallium" gleicht nach Schimpers Angaben dem oben beschriebenen konfervenartigen Protonema von Funaria und entbehrt der Flächenbildung, so daß die jungen Pflänzchen direkt vom fadenförmigen Vorkeim aus entstehen.

Goebel[3]) wies nach, daß die Schimperschen Angaben über ein Wasser- und Landprothallium auf einem Irrtum beruhen. Auf experimentellem Wege stellte er fest, daß sich unter gewissen Umständen der Eintritt der Flächenbildung hinausschieben läßt, daß aber unter normalen Verhältnissen auch auf oder in Wasser flächenförmiges Protonema entsteht.

Müller-Thurgau[4]) wies darauf hin, daß der Unterschied zwischen Rhizoid und grünem Protonema kein durchgreifender ist, da auch im ersteren senkrechte Querwände vorkommen. In neuerer Zeit hat namentlich Correns[5]) den Beziehungen beider Gebilde Aufmerksamkeit geschenkt und eine Anzahl Übergänge zwischen den extremen Formen von Rhizoid und Chloronema festgestellt. Als Chloronema bezeichnet er das mit quergestellten Scheidewänden, reichlichem Chlorophyllgehalt und unveränderten Membranen versehene grüne Protonema. Die

1) Hofmeister, „Zur Morphologie der Moose". Ber. d. Kgl. Sächs. Ges. d. Wissenschaften, math.-physik. Anst. 1854.

2) Schimper, W. Ph., „Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Torfmoose." Stuttgart 1858, pag. 12.

3) Goebel, „Über die Jugendzustände der Pflanzen". Flora 1889, pag. 10ff.

4) Müller-Thurgau, l. c., pag. 480.

5) Correns, „Untersuchungen über die Vermehrung der Laubmoose durch Brutorgane und Stecklinge." Jena 1899, pag. 342.

Rhizoiden charakterisiert er gegenüber dem Chloronema als Zellfäden mit schief angelegten Scheidewänden, die blasse, oft stäbchenförmige Chloroplasten oder nur Leucoplasten führen. Ihre Membranen sind meist modifiziert und verschiedenartig gefärbt.

Die Verwandtschaft von Chloronema und Rhizoid äußert sich in der Möglichkeit des Überganges der einen Form in die andere. Schon Nägeli und Schimper beobachteten, daß aus dem Erdreiche heraustretende Rhizoiden infolge der Wirkung des Lichtes mit hyalinen Membranen und senkrecht gestellten Querwänden weiterwuchsen, daß sie sich stark mit Chlorophyll anreicherten und den Charakter von grünem Protonema annahmen.

Goebel[1]) suchte die Bedingungen zu finden, unter denen die Schief- oder Querstellung der Wände eintritt. Ohne daß es ihm gelang, diese Fragen zu lösen, zeigte er doch, daß die mit der Umwandlung der einen Form in die andere verbundene Stellungsänderung der Scheidewände nicht durch einfache Lichtwirkung bedingt ist. Es gelang ihm zwar, unterirdische Rhizoiden durch Lichteinfluß in Chloronema mit senkrechten Querwänden überzuführen, dagegen schritten mit Zucker ernährte Dunkelkulturen von Funaria nicht zu schiefer Anlage der Querwände. Gegen die Annahme der Lichtwirkung als Ursache für die Stellung spricht ferner der Umstand, daß am Moospflänzchen auch im Licht Rhizoiden mit schiefen Wänden angelegt werden. Goebel sagt: „Es ist zwar das Licht höchstwahrscheinlich eine Bedingung dafür, daß ein Rhizoid zu einem grünen Protonemafaden wird, aber außerdem wirken offenbar noch andere Faktoren, namentlich Korrelationsverhältnisse mit."

Die Schiefstellung der Querwände in den Moosrhizoiden hat zu verschiedenen Deutungen Anlaß gegeben.

Die Arbeiten Leitgebs[2]) über die Segmentierung der Scheitelzelle und die Blattanlagen der Laubmoose brachten Sachs auf den Gedanken, daß die von ihm am Protonema beobachteten abweichenden Querwandorientierungen ebenso wie die Anlage von Seitensprossen gewisse Analogien mit dem von Leitgeb am Vegetationspunkt der Moosstämmchen gefundenen Bau zeigten, und er sprach die Vermutung aus, daß das Protonema und seine ihm gleichartigen Rhizoiden eine sehr schmächtige Form des Moosstämmchens selbst darstellen. Müller-

1) Goebel, „Organographie der Pflanzen." Jena 1898, pag. 340.

2) Leitgeb, „Wachstum des Stämmchens von Fontinalis antipyretica und Sphagnum, sowie die Entwicklungsgeschichte ihrer Antheridien." Sitzungsbericht der k. k. Akademie der Wissenschaften, Wien 1868 und 1869.

Thurgau[1]) hat dieser von Sachs geäußerten Ansicht eine sichere Basis zu geben gesucht. Er vergleicht die Lage und Anordnung der Rhizoidenquerwände mit den am Vegetationspunkt des entwickelten Moospflänzchens auftretenden Zellteilungsfolgen und gelangt zu dem Resultat, daß die Segmentierung die gleiche ist wie die des Moosstämmchens, nur mit dem Unterschied, daß im Rhizoid die Hauptwände der aufeinander folgenden Segmente so weit von einander entfernt sind, daß sie sich nicht mehr schneiden können und daß in ihnen eine Gewebebildung ausbleibt. Diese Ähnlichkeit im Bau von Rhizoid und Sproß wird nach Müller-Thurgau noch dadurch gesteigert, daß die Verzweigung der Rhizoiden in ihren morphologisch wichtigen Punkten mit der Blatt- und Sproßbildung des Moosstämmchens vollständig analog ist.

Es ließen sich nach dieser Auffassung die Rhizoiden in ihrem morphologischen Bau auf den Moossproß zurückführen. Sie würden nur einen in die Länge gezogenen Moossproß darstellen, dessen Hauptwände durch Intervalle getrennt sind und dessen Gewebebildung durch Teilungen innerhalb der Segmente unterbrochen ist. Drei Hauptwände der Scheitelzelle eines Sproßvegetationspunktes schneiden sich; denkt man sie sich durch sehr schnelles Wachstum der Zelle auseinandergerückt, so daß sich Intervalle zwischen ihnen bilden, dann hätte man ein Gebilde, wie es im Rhizoid verwirklicht ist. Würde man sich umgekehrt aber in einem Rhizoid die Intervalle zwischen drei morphologisch zugehörigen Querwänden wegdenken, so bekäme man die dreischneidige Scheitelzelle eines Moossprosses.

Diese rein morphologische, von Müller-Thurgau gegebene Erklärung der Schiefstellung der Querwände ist von Goebel[2]) einer eingehenden Kritik unterzogen worden, die ihre Unhaltbarkeit gezeigt hat. Goebel zeigte, daß die vorausgesetzte spiralige Anordnung der schiefen Querwände nach drei Richtungen des Raumes, derart, daß je drei aufeinander folgende Querwände, sich-schneidend gedacht, eine dreischneidige Scheitelzelle ergeben würden, nicht vorhanden ist. Aber selbst bei Erfüllung dieser Bedingungen wären die häufig vorkommenden sohlenförmig gebogenen Querwände mit denen einer Stammscheitelzelle nicht in Analogie zu bringen. Die Schiefstellung der Querwände findet sich außerdem nicht allgemein, sondern nur bei einem Teil der Rhizoiden, auf diejenigen mit senkrecht stehenden Querwänden ist diese Hypothese nicht anwendbar, ebensowenig wie auf die oberirdischen grünen Teile

1) Müller-Thurgau, l. c., p. 475.

2) Goebel, Organographie, pag. 341.

des Protonemas. Goebel kommt zu dem Schluß, daß die Schiefstellung „eine durch die veränderten Anforderungen hervorgerufene Modifikation der Querstellung" ist, die zu morphologischen Schlüssen nicht berechtigt.

Eine biologische Deutung der Schiefstellung gibt Haberland[1]), er sagt: „Diese schiefe Stellung der Querwände, eine Förderung des Prinzips der Oberflächenvergrößerung, erleichtert im Verein mit ihrer Zartwandigkeit den osmotischen Stoffwechsel zwischen den einzelnen Zellen und steigert so das Leitungsvermögen des ganzen Zellfadens."

Vor kurzem hat Giesenhagen[2]) den Versuch gemacht, mit Hilfe der von ihm aufgestellten Hypothese von der Polarität des Zellkerns und unter Annahme einer variablen Konsistenz des Plasmas eine entwicklungsmechanische Erklärung für die Schiefstellung der Querwände zu geben.

Giesenhagen nimmt an, daß, abgesehen von solchen Fällen, in denen zwischen den Achsen der Tochter- und Mutterkerne keine Gesetzmäßigkeiten bestehen, in denen der Zellkern entweder eine bestimmte Organisationsstufe noch nicht erreicht oder diese bereits überschritten hat, der Zellkern der Pflanzen auch im Ruhezustande polar gebaut ist, das heißt, daß er sich nur in einer im voraus fixierten Weise mitotisch teilen kann. Die Lage der Kernspindel oder Kernachse des Tochterkerns ist bei der Mehrzahl der Gewächse zu der des Mutterkerns bestimmt orientiert und zwar sind die häufigsten zwischen beiden Kernspindeln vorkommenden Lagenbeziehungen die isokline und die dekussierte. Im ersteren Falle fällt die Richtung der Tochterkernachse mit der der Mutterkernspindel zusammen, im anderen Falle liegt die Tochterkernspindel in einer zur Achse des Mutterkerns senkrecht stehenden Ebene. Die Richtung der Teilungswand, mit deren Bildung die Zellteilung abschließt, wird durch die Lage der Äquatorialebene der Kernfigur bestimmt, ihre Lage entspricht einer relativen Gleichgewichtslage nach den Plateauschen Regeln. Nicht selten tritt jedoch die Polarität des Kerns zur Mutterkernachse nicht deutlich hervor, weil der Zellkern resp. die Kernspindel aus ihrer ursprünglichen Richtung verschoben worden sind. Dann nimmt die Äquatorialplatte keine Gleichgewichtslage im Sinne der Plateauschen Gesetze ein, aber es wird in der Regel vor der Vollendung der Teilungswand „die der Äquatorialebene nächstliegende relative Gleichgewichtslage durch eine Verschiebung der Berührungsfläche der Tochterzellen eingenommen, welche sich als ein rein

1) Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie. Leipzig 1904, pag. 203.

2) Giesenhagen, „Studien über die Zellteilung im Pflanzenreiche", Stuttgart 1905.

mechanischer Vorgang aus der Kohäsion der Zellinhaltskörper erklären läßt." Durch dieses Aufsuchen der Gleichgewichtslage wird auch bei geneigter Orientierung der Kernspindel ein rechtwinkliger Ansatz der Querwand an die Wand der Mutterzelle erreicht.

Bei Beobachtung der Kernteilungsvorgänge in den Rhizoiden der Laubmoose fand Giesenhagen, daß der Zellkern von dem Augenblick an, wo seine Polarität bei der beginnenden Karyokinese erkennbar wird, bis zur Ausbildung der Querwand seine schiefe Lage beibehält. Die Aufsuchung der Gleichgewichtslage der beiden Tochterzellen unterbleibt gänzlich oder die Verschiebung der Äquatorialebene in die Gleichgewichtslage wird derart verzögert, daß die Teilungswand noch vor Erreichung der Gleichgewichtslage an die Wand der Mutterzelle ansetzt, so daß die Querwand eine doppelt gebogene, sohlenförmige Gestalt annimmt und zu einer Übergangsfläche zwischen der schief gestellten und der geraden Querwand wird. Die Ursache, weswegen in den Rhizoiden die Äquatorialebene die Gleichgewichtslage durch eine Verschiebung der Berührungsfläche der Tochterzellen nicht oder nur teilweise aufsucht, liegt in der von äußeren Umständen abhängigen „Konsistenz des Kernmaterials und des ihn umhüllenden Protoplasmas. Diese Konsistenz stellt in den Zellen der Moosrhizoiden eine variable innere Bedingung im Sinne von Klebs dar". In den oberirdischen grünen Zellen des Protonemas ist sie im Gegensatz zu den Rhizoidenzellen derart, daß eine Aufsuchung der Gleichgewichtslage durch Verschiebung der Tochterzellkörper nicht verhindert wird.

Die ursprüngliche Schiefstellung der Kernspindel in den Rhizoiden führt Giesenhagen auf die Polarität des Zellkerns zurück. Die regelmäßige Aufeinanderfolge rechtsschiefer und linksschiefer Querwände in den Ästen des Protonemas von Ephemeropsis tjibodensis und im Rhizoidenfilz einiger tropischer Moose macht eine dekussierte Kernteilungsfolge in den Rhizoiden wahrscheinlich. Die Fälle, in denen die Rhizoidenquerwände nicht den regelmäßigen bei dekussierter Kernteilung zu erwartenden Wechsel in der Neigung der Querwände gegen die Längswand zeigen, erklärt Giesenhagen aus Verschiebungen der Kernachse aus ihrer ursprünglichen Lage durch äußere und innere Faktoren.

Ebenso wie die Schiefstellung der Querwände hat auch die Funktion der Rhizoiden eine sehr verschiedene Beurteilung erfahren.

Die ältesten Autoren identifizieren die Rhizoiden auf Grund äußerer Analogien mit den Wurzeln der höheren Pflanzen und schreiben ihnen, den Begriff Wurzel auch für sie beibehaltend, die gleichen Funktionen wie diesen zu.

Eine Berücksichtigung der Fähigkeit der Laubmoospflanze, mit oberirdischen Organen an der Wasseraufnahme teilzunehmen und die Erkenntnis des grundverschiedenen Baus echter Wurzeln und Rhizoiden mußten auch die Anschauungen über die Funktion der Rhizoiden beeinflussen. Während man auf der einen Seite an der Analogie mit den echten Wurzeln festhält und dementsprechend auch ihre Funktion beurteilt, neigen einige Forscher der Ansicht zu, daß sie fast ausschließlich Haftorgane darstellen.

Goebel[1]) verurteilt die einseitige Auffassung der Wasseraufnahme durch Blatt und Stengel. Aus der ausgiebigen Entwicklung des Rhizoidensystems vieler Moose läßt sich schließen, „daß dasselbe nicht lediglich einen Haftapparat darstellt, daß vielmehr die Aufnahme gelöster Stoffe aus dem Boden wesentlich mit in Betracht kommt.“ Er spricht von einer Arbeitsteilung der Rhizoiden und nimmt an, daß die letzten Auszweigungen in ihren Leistungen den Wurzelfasern der höheren Pflanzen zu vergleichen sind, indem sie wie diese die Erdpartikelchen umwachsen. Die stärkeren Stränge dagegen dienen der mechanischen Festigung und der Leitung der durch die Rhizoidenästchen aufgenommenen Nahrung.

Auch Haberlandt[2]) vergleicht die Rhizoiden mit den Wurzeln; er sagt: „So wie die Wurzeln und Wurzelhaare haben natürlich auch die Rhizoiden neben ihrer Funktion als Absorptionsorgane eine mechanische Aufgabe als Haftorgane zu erfüllen.“ Für die Fels- und Rindenbewohner unter den Laubmoosen, die in bezug auf ihre Nährstoffe ganz auf die Niederschläge und die Staubpartikelchen ihrer Polster angewiesen sind, tritt die mechanische Bedeutung der Rhizoiden in den Vordergrund.

Die Ansicht, daß die Rhizoiden aller Laubmoose ihrer Hauptfunktion nach Haftorgane darstellen, hat in neuester Zeit Paul[3]), gestützt auf biologische Beobachtungen im Freien, eingehend zu begründen gesucht. Als beweisend für seine Anschauungen betrachtet er den Umstand, daß die Rhizoiden der Laubmoose stets proportional ihrer mechanischen Beanspruchung entwickelt sind.

Bei Untersuchung eines kleinen und großen Moospflänzchens, die beide auf einem Substrat gleicher Zusammensetzung gewachsen sind, findet er bei Vergleichung der Rhizoidenlängen, daß das kleinere Pflänzchen im Verhältnis zum größeren die längeren Rhizoiden besitzt, daß also

1) Goebel, Organographie. pag. 362.

2) Haberlandt, l. c., pag. 205.

3) Paul, l. c., pag. 231.

die Entfaltung des Rhizoidensystems nicht von der Größe des Pflänzchens abhängig ist. Den Grund für diese Erscheinung sucht Paul darin, daß die Rhizoiden größerer wie kleinerer Pflänzchen die obere Schicht des Substrats durchdringen müssen, bevor sie sich genügend verankern können, da eine Festhaftung in oberen, leicht dem Austrocknen ausgesetzten Schichten des Bodens ihnen keinen Schutz gegen Winde gewähren würde. Die größeren Pflänzchen entwickeln von vornherein längere Rhizoiden, die kleineren dagegen sind zu einer stärkeren Ausbildung ihres Rhizoidensystems gezwungen, um sich fest verankern zu können.

Auch bei verschiedener physikalischer Beschaffenheit des Bodens sind die Rhizoiden ungleich lang ausgebildet, so besitzen die Sandbewohner Polytrichum juniperinum Willd., Polytrichum piliferum Schreb., Ceratodon purpureus Brid., Tortula ruralis Ehrh., Racomitrium canescens Brid. und Brachythecium albicans Br. eur. besonders lange Rhizoiden. Polytrichum juniperinum Willd., eine Sand bevorzugende Art, hat im Vergleich zu gleichgroßen Formen dieser Gattung, die Substrate festerer Beschaffenheit bevorzugen, kräftigere und längere Rhizoiden. Mit der Festigkeit des Bodens wird den Rhizoiden auch das Eindringen erschwert, sie finden dann aber bereits in oberen Schichten Gelegenheit sich festzuheften, ohne daß sie bei solcher Bodenbeschaffenheit Gefahr liefen, von den Winden weggefegt zu werden. Je fester demnach der Boden, wie Lehm und Ton, desto kürzer werden die Rhizoiden.

Als weitere Belege für seine Ansicht führt Paul Hypnum cupressiforme L. und Eurhynchium praelongum Br. eur. an, beides Arten, die auf Böden jeder Zusammensetzung und als Epiphyten vorkommen. Hypnum cupressiforme z. B. zeigt auf Sandboden die für Sandbewohner charakteristischen langen Rhizoiden. Auf festerem Boden werden die Rhizoiden kürzer, an geschützten Stellen, wie in Wäldern, wo es zur Ausbildung rasenartiger Flächen kommt, unterbleibt ihre Ausbildung ganz. Wenn es sich dagegen an exponierten Stellen wie Bäumen, Dächern usw. ansiedelt, bildet es reichlich Rhizoiden.

Die im Wasser flutenden Moose (Fontinalis, Cinclidotus) zeichnen sich durch reichliche kräftige Rhizoidenentwicklung aus. Bei Bewohnern stehender Gewässer unterbleibt jede Rhizoidenbildung, gelangen aber solche Formen auf festen Boden, ans Ufer, auf Steine oder Äste, so schreiten sie sofort wieder zur Ausbildung von Rhizoiden, um sich festzuheften.

Aus allen diesen angeführten Beobachtungen schließt Paul, daß die Rhizoiden der Laubmoose in erster Linie Haftorgane sind, da es

sich in allen Fällen bei geringeren mechanischen Ansprüchen um eine Reduktion oder ein Ausbleiben von Haftorganen handelt, bei erhöhten mechanischen Anforderungen dagegen um Entfaltung eines kräftigeren und längeren Rhizoidensystems.

Die Tatsache, daß die Acrocarpen mehr und reichlicher Rhizoiden bilden als die Pleurocarpen, erklärt Paul damit, daß letztere infolge ihrer reichlichen Verzweigung sich miteinander verflechten und auf diese Weise Halt gewinnen; während die Acrocarpen als meist orthotrope von einander unabhängige Pflänzchen, ohne wirksamen gegenseitigen Schutz, einen solchen durch Rhizoiden an der Basis ihrer Stämmchen benötigen.

Eine Stütze seiner Anschauung erblickt Paul ferner darin, daß bei rhizoidenlosen Moosen die Stoffaufnahme auf Schwierigkeit stoßen müßte, wenn den Rhizoiden wirklich die Rolle, als alleinige Absorptionsorgane zu fungieren, zufiele. „Aber abgesehen von dieser unwahrscheinlichen Eigenschaft der Rhizoiden tritt auch die Anfnahme von Wasser durch dieselben so hinter der durch die große Fläche der Blätter erfolgenden zurück, daß sie von ganz untergeordneter Bedeutung ist. Es bleibt also nur übrig, daß die Hauptfunktion der Rhizoiden in einer mechanischen Leistung besteht.“

Keimung von Laubmoossporen auf Nährlösungen verschiedener Konzentration und Entwicklung des Protonema.

Zur Verwendung kamen Sporen folgender Moose: Funaria hygrometrica Sibth., Bartramia pomiformis L., Polytrichum commune L., Grimmia pulvinata Sm., Orthotrichum cupulatum Hofm., Bryum caespiticium L., Sphagnum squarrosum Pers. und Sphagnum acutifolium Ehrh.

Bei der Aussaat erhielten Wasserkulturen den Vorzug, weil sie, von Bequemlichkeitsrücksichten abgesehen, eine leichte, die Beschädigung der Objekte ausschließende Entnahme gestatteten. Als Kulturgefäße dienten Reagensgläser, die bis zu $^3/_4$ ihrer Höhe mit der Nährlösung gefüllt wurden. Um die natürlichen Bedingungen hinsichtlich der Beleuchtungsverhältnisse nachzuahmen, wurden die Gläser anfangs in ihrem unteren Teil bis zum Niveau der Flüssigkeit mit schwarzem Papier umwickelt; diese Maßregel wurde aber bald fallen gelassen, da die umwickelten Kulturen gegenüber ganz vom Licht bestrahlten keinen Unterschied in der Rhizoidenentwicklung zeigten.

Aufgestellt wurden die Kulturen hinter die Scheiben von nach Osten schauenden Fenstern und stets vor direktem Sonnenlicht geschützt.

Die Sporen von Funaria und Bryum wurden ausgesät in Nährlösungen von $0,_{002}$ %, $0,_{004}$ %, $0,_{008}$ % und $0,_{0123}$ % nach der Vorschrift von Benecke[1]), nämlich: salpetersaures Kali (KNO_3) : $1,_0$ g, Tricalciumphosphat ($Ca_3P_2O_8$) : $0,_5$ g, Magnesiumsulfat ($MgSO_4 + 7H_2O$) : $0,_5$ g, Eisensulfat ($FeSO_4 + 7H_2O$) : $0,_{05}$ g. Außerdem wurden Aussaaten von Sporen dieser beiden Moose in Knopsche Nährlösungen gemacht von $0,_{175}$ %, $0,_5$ % und $0,_7$ %. Für die Sporen der übrigen Moose kamen nur die Konzentrationen von $0,_{004}$ %, $0,_{008}$ % und $0,_{175}$ % zur Verwendung. Alle Versuchsserien wurden 3—4mal wiederholt.

In den Kulturgefäßen schwammen die Sporen, wahrscheinlich infolge ihres durch die Ölmassen bedingten geringen spezifischen Gewichts, nach der Aussaat auf der Oberfläche der Flüssigkeit; sobald der Keimungsverlauf zu prüfen war, konnten mit Hilfe einer Nadel leicht Objekte entnommen werden.

Der Keimungsbeginn der verschiedenen Moose war sehr ungleich. Bereits am Tage nach der Aussaat keimten gewöhnlich die Funariasporen, ihnen folgten die Bryumsporen; diejenigen der übrigen Moose trieben ziemlich spät aus, oft erst nach Verlauf einiger Tage, zuletzt die Sphagnumsporen.

Die Art des Auskeimens war bei Orthotrichum, Grimmia, Bartramia und Polytrichum auf allen Kulturen im Gegensatz zu Funaria und Bryum vollständig gleich. Ihr Keimungstypus war der einfachste bei Laubmoosen bekannte; die Sporen trieben nach Sprengung des Exosporiums und Anschwellung des Inhalts ohne jede Rhizoidbildung zu Chlorophyll führenden Gebilden, mit senkrechten oder schwach geneigten Querwänden, dem Chloronema, aus. Abweichend verhielten sich die Funaria- und Bryumsporen; bei ihnen zeigte sich ein komplizierterer Keimungstypus, da neben dem Chloronema auch Rhizoiden auftraten (Fig. 1). Die Mehrzahl der Bryumkulturen schritt allerdings ebenfalls zu bloßer Chloronemabildung und nur zwei Kulturen mit Nährlösungen von der Konzentration zu $0,_{008}$ % und $0,_{175}$ % hatten schmale, zahlreiche gestreckte Chlorophyllkörner führende Rhizoiden gebildet. Bei Funaria trat diese Differenzierung in Rhizoid und Chloronema besonders scharf hervor und fand sich auf allen Kulturen mit Ausnahme zweier zu je $0,_{008}$ %. Es bot daher Funaria das geeignetste Objekt,

1) Benecke, „Über die Keimung der Brutknospen von Lunularia cruciata.“ Bot. Ztg. 1903, pag. 43.

um die mit Rhizoidbildung verknüpften Keimungsvorgänge näher zu beobachten.

Die verschiedenen möglichen Keimungsarten, wie sie sich aus dem Auftreten von Chloronema und Rhizoid, besonders rücksichtlich des Zeitpunktes ihres Erscheinens ergaben, waren bei Funaria die folgenden:

1. Die Spore keimt nur zu Chloronema aus.
2. Zuerst entsteht das Rhizoid, später das Chloronema.
3. Rhizoid und Chloronema werden gleichzeitig angelegt.
4. Zuerst entsteht das Chloronema, das Rhizoid nachher.

Fig. 1.

Von diesen vier angeführten Fällen war der zweite der häufigste, der dritte und vierte waren selten; der erste trat auf zwei Kulturen besonders zahlreich auf, fehlte aber kaum einer Kultur.

In bezug auf die Ausbildung der Rhizoiden zeigten die keimenden Funariasporen auf den Kulturen verschiedener Konzentration merkliche Abweichungen.

Die Kulturen niederer Konzentration wiesen die längsten Rhizoiden auf, die mit Knopscher Nährlösung hergestellten die kürzesten. Bei höherer Konzentration war die Zahl der ohne jede Rhizoidenbildung auskeimenden Sporen eine beträchtlichere als bei den übrigen Kulturen, überschritt oft sogar 50 %.

Benecke[1]) vermutet hinsichtlich der Rhizoidenbildung am Protonema im Hinblick auf die verschiedenen Resultate von Heald[2]), der nur spärliche und Müller-Thurgau[3]), der reichliche Rhizoidenbildung beobachtete, daß sie von verschiedener Ernährung abhängig sei. Die oben erwähnten Beobachtungen bestätigen die von Benecke ausgesprochene Ansicht für die bei Funaria der Spore entkeimenden Rhizoiden. Allerdings muß erwähnt werden, daß sich die Rhizoidengrößen von den niederen Konzentrationen nach den höheren zu nicht

1) Benecke, l. c., pag. 37.

2) Heald, „Gametophytic regeneration as exhibited by mosses, and conditions for the germination of cryptogam spores." Inaug.-Diss., Leipzig 1897, pag. 59.

3) Müller-Thurgau, l. c., pag. 480.

gleichmäßig stufenweise verjüngten, sondern daß sich wirkliche Größendifferenzen nur bei Vergleich von Rhizoiden der hohen und niederen Konzentrationen finden ließen.

Als weiteres Moment für die Keimung der Funariasporen kommt neben der Konzentration der Nährlösung wahrscheinlich auch der Reservestoffgehalt der Spore in Frage. Einige wenige Kulturen niederer Konzentration zeigten, wie erwähnt, ausschließlich die einfachste Art der Keimung, das Austreiben zu Chloronema ohne Rhizoidbildung. Diese Erscheinung ebenso wie die Tatsache, daß auf fast allen Kulturen diese Keimungsart zu finden war, dürfte auf reichlicheren Reservestoffgehalt der Sporen zurückzuführen sein.

Bei den Sporen von Bryum und denen der übrigen Moose war eine Abhängigkeit der Keimung von der Konzentration der Nährlösung nicht festzustellen, da erstere, wie oben erwähnt, nur in wenigen Fällen, die letzteren überhaupt nicht zu Rhizoidenbildung schritten.

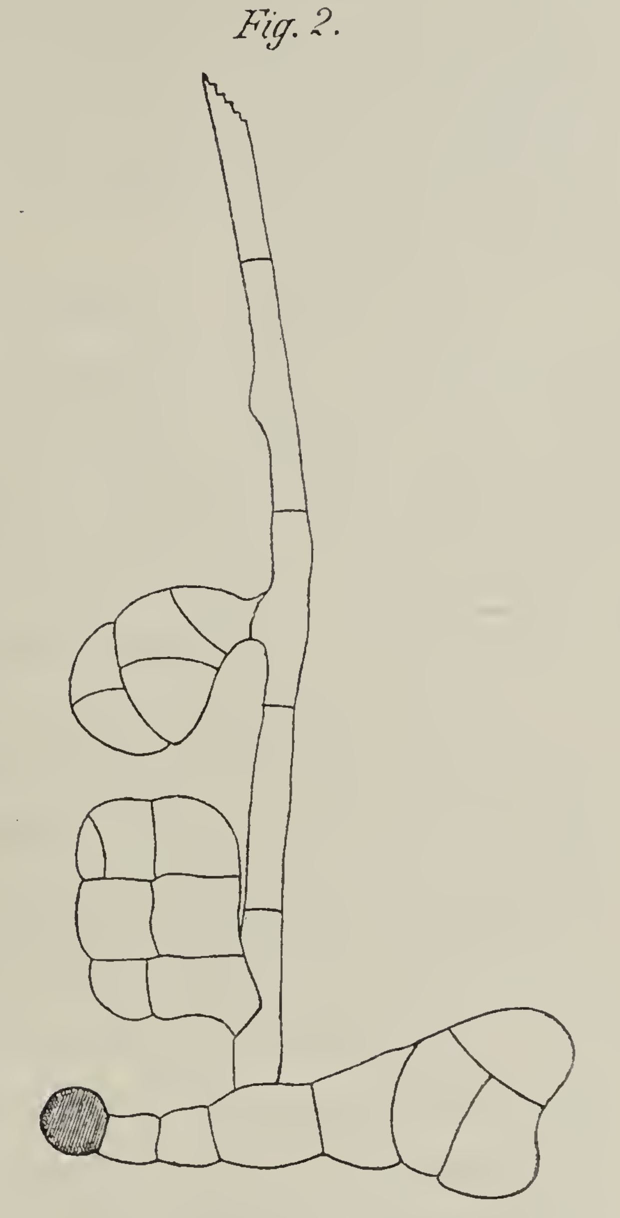
8 bis 14 Tage nach der Aussaat wurde das Chloronema aller Moose in seinen nach dem Vegetationspunkt zu gelegenen Teilen meist chlorophyllarm und feinfädig, indem es sich nach den Enden zu verjüngte, ohne jedoch geneigte Querwände zu zeigen. Das Chloronema von Bartramia war nach 14 Tagen $^3/_4$ cm lang geworden und führte solche feinfädige, ungebräunte Enden, stellenweise auch Moosknospen, von deren Basis lange Rhizoiden mit stark gebräunten Querwänden ausstrahlten. Charakteristisch für Bartramia war, daß ihre Sporen stets nur an einem Punkt zu Chloronema austrieben, während die der übrigen Moose, besonders der Bryumarten meist mehrseitig zu Chloronema auskeimten. Bei den Bryum-und Funariakulturen, die bis zu $1^1/_2$ cm langes Protonema zeigten, trat in vielen Fällen nach ungefähr 3 Wochen eine Bräunung der Wandungen des größeren Teils des Chloronema ein. Diese Neigung des letzteren, sich auf Wasserkulturen im Alter zu bräunen, scheint bei Funaria, besonders aber bei Bryum eine ganz allgemeine zu sein; seltener trat sie mir auch bei Kulturen auf festem Substrat entgegen. Die feinfädigen Fortsätze des Chloronemas waren am Ende der Beobachtungszeit zu braunen Rhizoiden mit Querwänden von 45° Neigung fortgewachsen. Außer diesen Rhizoiden traten analog gebaute als seitliche Auszweigungen des Chloronemas auf. Bei Bartramia und Polytrichum unterblieb dieses Auswachsen zu braunen Rhizoiden, ebenso wie ihre seitliche Anlage.

Diejenigen Rhizoiden von Funaria und Bryum, die bei der Keimung dem Sporeninhalt entsprangen, erreichten unter normalen Bedingungen nie eine beträchtliche Länge, höchstens 0,4 mm; nur selten

war an ihnen eine schwache Bräunung zu beobachten und niemals eine stärkere Neigung der Querwände als um 25°. Im Gegensatz zu anderen Rhizoidenformen unterblieb bei ihnen jede Verzweigung. Auf den Kulturen mit Knopscher Nährlösung traten sie bald nach ihrem Erscheinen gänzlich in den Hintergrund, viele von ihnen hatten durch Vermehrung ihres Chlorophyllgehaltes Chloronemacharakter angenommen; bei anderen hatten sich nur die Endzellen stark mit Chlorophyll angereichert.

Die Wasserkulturen zeigen deutlich, wie schwankend das Auftreten der bei der Keimung entstehenden Rhizoiden ist und daß nur Funaria zu ihrer regelmäßigen Ausbildung schreitet. Um eine vorhandene Abhängigkeit der Rhizoidenentwicklung vom Substrat festzustellen, säte ich Sporen von Bryum und Bartramia auf Tonscherben und Torf — beide mit Nährlösung getränkt — aus, aber es gelang mir nicht eine auf Kontaktreiz beruhende Einwirkung des Substrats zu beobachten.

Fig. 2.



Ebensowenig wie bei Bryum-, Bartramia- und Orthotrichumsporen war bei Sphagnumsporen ein Einfluß der Konzentration der Nährlösung auf die Rhizoidenentwicklung zu beobachten. Alle keimten, mit wenigen Ausnahmen, auf Wasserkulturen zu Chloronema aus.

An den Sphagnumprotonemen konnte ich die vielfach übersehenen Angaben Goebels, wonach es auch auf Wasserkulturen zur Bildung flächenförmiger Vorkeime kommt, und das Irrtümliche der früher angeführten Schimperschen Beobachtungen bestätigen. Zwar wird der Eintritt der Flächenbildung öfters hinausgeschoben, aber niemals bleibt sie aus.

Erwähnenswert ist noch eine Art vegetativer Fortpflanzung der flächenförmigen Vorkeime mit Hilfe von Chloronemafäden, analog denen der Moose mit konfervenartigen Protonema, die namentlich bei Sphagnum acutifolium auf Wasserkulturen überaus häufig eintrat (Fig. 2). In diesen Fällen entsprang einer der Zellen des Flächenvorkeims oder des anfangs gebildeten Keimfadens gewöhnlich ein dem letzteren ganz gleich gebauter Chloronemaast mit nur senkrecht gestellten

Querwänden und sehr reichlichem Chlorophyllgehalt. An diesem bildeten sich Vorwölbungen, die die ersten Anlagen zu neuen flächenförmig entwickelten Vorkeimen darstellten.

Keimung bei Nitrat- und Phosphatmangel[1]).

Die Anregung zu den folgenden Versuchen gaben die interessanten Beobachtungen Beneckes[2]) an Brutknospen von Lunularia cruciata, die bei Nitrat- und Phosphatmangel keimten. Benecke fand, daß auf nitratfreien Lösungen die Brutknospen gegenüber solchen auf kompletten Kulturen ein sehr verstärktes Rhizoidenwachstum aufwiesen, auf phosphatfreien Kulturen dagegen zunächst ein normales und erst später bei trägerem Thalluswachstum eine Förderung der Rhizoidentwicklung. Die phosphathungrigen Rhizoiden erreichten jedoch nie die Länge der Stickstoffhungrigen.

Die gleiche Versuchsanstellung auf die Sporen der Laubmoose anzuwenden, erschien als eine dankenswerte Aufgabe, mußte sie doch unter Umständen Aufschluß bringen, ob die bei Funariakulturen beobachtete Erscheinung, daß die Funariasporen zu besonders kräftiger Rhizoidentwicklung befähigt sind, mit ihrem Nitratbedürfnis in Zusammenhang steht.

Die Kulturversuche wurden in gleicher Weise wie die früheren in Reagensgläsern vorgenommen.

Die Messung der in ziemlich weiten Grenzen schwankenden Chloronema- und Rhizoidengrößen geschah derart, daß eine Anzahl Fäden größter und kleinster Länge beider Formen mit Hilfe des Okularmikrometers gemessen und aus den erhaltenen Werten der Mittelwert in die Tabelle aufgenommen wurde.

Die Längen für Rhizoid und Chloronema sind in Teilstrichen der Okularmikrometerskala wiedergegeben, da sie Größendifferenzen besser veranschaulichen als Angaben in Millimetern. 1 Teilstrich der Mikrometerskala entspricht 0,004 mm.

1) Erst nach Abschluß meiner Versuche lernte ich die Untersuchungen von Becquerel über die Keimung von Laubmoossporen auf Lösungen verschiedenen Nährgehalts kennen. (Paul Becquerel: „Sur la germination des spores d'Atrichum undulatum et d'Hypnum velutinum, et sur la nutrition de leurs protonémas dans des milieux stérilisés.“ Compt. rend. Paris, 7. Nov. 1904.) Nach Becquerel ist das Fehlen mineralischen Stickstoffs der Entfaltung der Sporen hinderlich; sie gehen, kaum ausgekeimt, zugrunde. In der Lösung ohne Phosphor lebten die Protonemata der beiden Moosarten nur einen Monat; „s'étant très peu développés ils ont perdu de plus en plus leur teinte verte et sont devenus rougeâtres.“

2) Benecke, l. c., pag. 19.

Die Keimung der Funariasporen auf kompletter Nährlösung begann auf allen Kulturen mit Rhizoidbildung; die Fälle der einfachsten Auskeimung zu Chloronema unter Wegfall der Rhizoiden waren sehr selten und konnten die in den folgenden Tabellen verzeichneten Werte nicht beeinflussen. Die Bryumsporen und die übrigen Moossporen keimten dagegen nur zu Chloronema aus.

A. Keimung bei Nitratmangel.

Ausgesät wurden Sporen von Funaria hygrometrica Sibth., Bryum caespiticium L., Bartramia pomiformis Hedw., Polytrichum commune L., Sphagnum acutifolium Ehrh. und Sphagnum squarrosum Pers. auf verschiedene Konzentrationen einer vollständigen und einer nitratfreien Nährlösung. Beide, den Angaben Benecke's[1]) entnommen, enthielten auf je 100 ccm aq. dest.:

I	II
$1_{,0}$ g KNO_3	$0_{,8}$ g KCl
$0_{,5}$ g $Ca_3P_2O_8$	$0_{,5}$ g $Ca_3P_2O_8$
$0_{,5}$ g $MgSO_4 + 7 H_2O$	$0_{,5}$ g $MgSO_4 + 7 H_2O$
$0_{,05}$ g $FeSO_4 + 7 H_2O$	$0_{,05}$ g $FeSO_4 + 7 H_2O$.

Die stickstofffreie Nährlösung unterschied sich von der Normallösung durch einen Ersatz von salpetersaurem Kalium durch Chlorkalium in dem Verhältnis, daß der osmotische Druck der beiden Lösungen gleich blieb.

Für die Sporen von Funaria hygrometrica ergaben sich bei Konzentrationen von $0_{,0082}$% resp. $0_{,0074}$% (je 4 ccm von I und II auf je 1000 ccm verdünnt) und $0_{,0123}$% resp. $0_{,0111}$% (je 6 ccm von I und II auf je 1000 ccm verdünnt) folgende tabellarisch zusammengestellte Längen von Chloronema und Rhizoid:

Konzentration:

$0_{,0082}$%, $0_{,0074}$%,

ausgesät am 6. Juli:

	Mit N		Ohne N	
	Chloronema	Rhizoid	Chloronema	Rhizoid
7. Juli	—	5	—	7
8. „	—	10	—	20
9. „	10	20	—	50
10. „	25	25	—	65
11. „	30	25	—	100
12. „	35	30	—	100
13. „	40	35	—	105
14. „	42	35	—	110
15. „	50	40	—	110
19. „	50	40	—	110

1) Benecke, l. c., pag. 43.

Konzentration:

$0{,}_{0123}\,\%$, $0{,}_{0111}\,\%$,

ausgesät am 6. Juli:

	Mit N		Ohne N	
	Chloronema	Rhizoid	Chloronema	Rhizoid
7. Juli	—	6	—	12
8. „	—	10	—	38
9. „	10	30	—	60
10. „	30	35	—	70
11. „	35	40	—	95
12. „	40	45	—	100
13. „	45	45	—	100
14. „	50	50	—	110
15. „	55	50	—	110
19. „	70	50	—	120

Ein Überblick über die Tabellen zeigt, daß auf Kulturen mit und ohne Stickstoff anfangs Rhizoiden entstehen, daß sich aber bereits am Tage nach der Aussaat Längenunterschiede geltend machten, indem die Rhizoiden der stickstoffreien Kultur im Wachstum vorauseilen. Am 9. Juli tritt auf den vollständig ernährten Kulturen Chloronemabildung ein und von nun an beginnt eine ganz verschiedene Weiterentwicklung der beiden Aussaaten. Während bei der kompletten Kultur hauptsächlich das Chloronema zur Entfaltung kommt, tritt bei den stickstoffreien Kulturen ausschließlich eine mächtige Entwicklung des Rhizoids ein, wobei das Chloronema ganz unterdrückt wird. Am 19. Juli haben die Rhizoiden der stickstoffreien Kultur mehr als die doppelte Länge im Verhältnis zu denen der Vergleichskultur erreicht. (Fig. 5 zeigt das Bild einer bei Stickstoffmangel ausgekeimten Spore.)

Ein wesentlich anderes Bild zeigen die Tabellen von Bryum, Bartramia und Polytrichum:

Bryum:

$0{,}_{0082}\,\%$, $0{,}_{0074}\,\%$,

ausgesät am 6. Juli:

	Mit N		Ohne N
	Chloronema	Rhizoid	Hemmungsbildung
7. Juli	—	—	—
8. „	—	—	3
9. „	6	—	9
10. „	18	—	10
11. „	25	—	18
12. „	50	—	21
13. „	60	—	25
14. „	60	—	25
15. „	80	—	25
18. „	100	—	30
1. August	2 mm		30

Bryum:

0,0123 %, 0,0111 %,

ausgesät am 6. Juli:

	Mit N		Ohne N
	Chloronema	Rhizoid	Hemmungsbildung
7. Juli	—	—	—
8. „	2	—	4
9. „	10	—	12
10. „	20	—	18
11. „	25	—	20
12. „	40	—	20
13. „	45	—	25
14. „	50	—	25
15. „	60	—	28
18. „	90	—	30
1. August	1,50 mm		30

Bartramia:

0,0082 %, 0,0074 %,

ausgesät am 29. Juni:

	Mit N		Ohne N
	Chloronema	Rhizoid	Hemmungsbildung
30. Juni	—	—	—
1. Juli	—	—	—
2. „	—	—	—
3. „	2	—	—
4. „	30	—	—
5. „	40	—	—
6. „	60	—	5
7. „	100	—	5
8. „	130	—	10
9. „	150	—	15
10. „	180	—	20
12. „	210	—	28
14. „	250	—	38

Polytrichum:

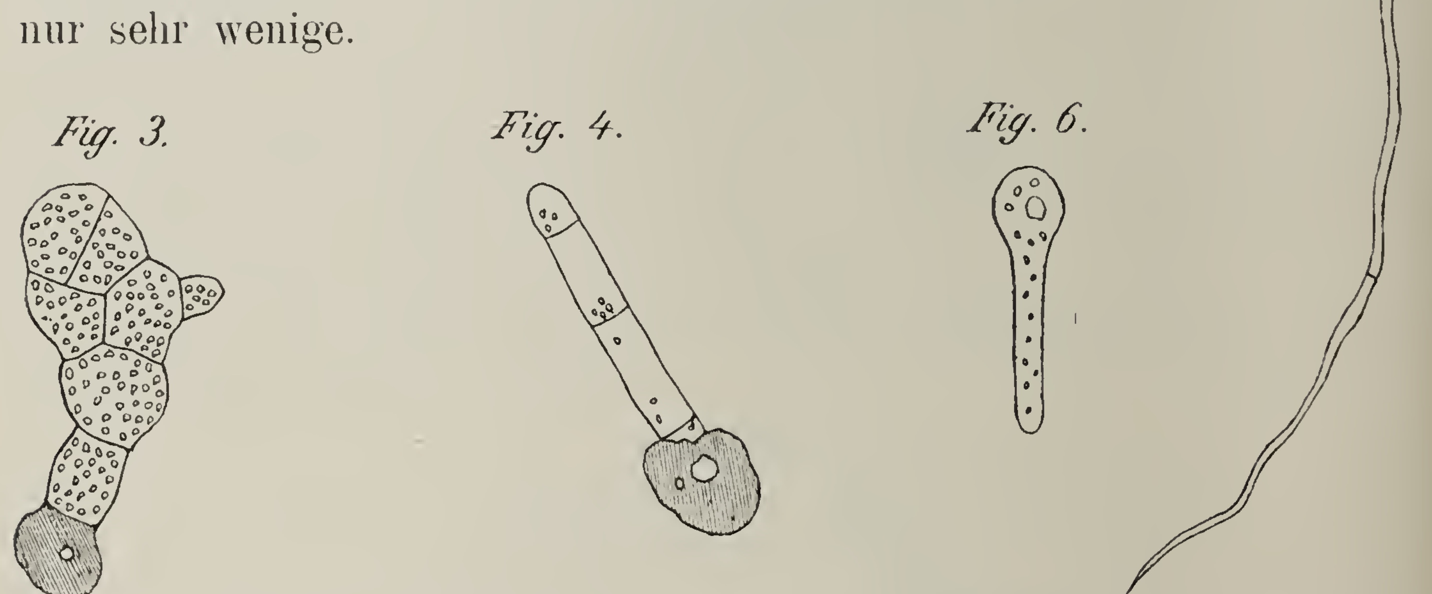
0,0082 %, 0,0074 %,

ausgesät am 29. Juni:

	Mit N		Ohne N
	Chloronema	Rhizoid	Hemmungsbildung
30. Juni	—	—	—
1. Juli	—	—	—
2. „	—	—	—
5. „	3	—	—
7. „	6	—	—
9. „	10	—	—
10. „	15	—	5
11. „	20	—	5
12. „	30	—	5
13. „	33	—	6
14. „	35	—	6
18. „	70	—	7

Die Kulturen mit vollständiger Nährlösung ergeben, wie die Tabellen zeigen, nur Chloronemabildung. Die stickstoffreien Kulturen zeigten chlorophyllose Gebilde, die weder ausgesprochenen Chloronema- noch Rhizoidencharakter hatten. Bei fast gleicher Breite wie das Chloronema und, wie dieses, mit nur senkrecht orientierten Querwänden glichen sie mehr dem Chloronema, während sie mit den fädigen Rhizoiden von Funaria oder Bryum keinerlei Analogien zeigten. Da sie infolge ihres nur äußerst spärlichen Chlorophyllgehaltes dem eigentlichen Chloronema nicht unterzuordnen sind, erscheint es am zweckmäßigsten, sie als Hemmungsbildungen zu bezeichnen. (Fig. 6 Hemmungsbildung von Bryum.)

Die Bryumaussaaten zeigten bisweilen bei Stickstoffmangel, wie Funaria, eine beschleunigte Keimung; diese Erscheinung war indessen nicht eine allgemeine. Niemals war sie bei Bartramia oder Polytrichum zu beobachten. Am ungünstigsten wurden die Polytrichumsporen in der Keimung bei fehlendem Stickstoff beeinflußt, zwar zeigten alle nach Verlauf mehrerer Tage schwache Vorwölbung, die größte beobachtete Längenausdehnung erreichten aber nur sehr wenige.



Die Sporen von Sphagnum acutifolium und Sphagnum squarrosum konnte ich bei Stickstoffmangel in keinem Falle zur Bildung von flächenförmigen Protonemen bringen. Der sehr chlorophyllarme Keimling (Fig. 4, daneben Fig. 3, ein normal ernährter gleichaltriger Keimling, beide 5 Wochen alt) bestand nur aus einem kurzen, farblosen, schlauchförmigen Gebilde mit senkrechten Querwänden und gestreckten Zellen von rechteckigem Umriß, während die Zellen des Chloronemas der normalen Form gewöhnlich gewölbte Außenwände zeigen. Das fast gänzliche Fehlen des Chlorophylls gab diesen Gebilden

ein rhizoidenähnliches Aussehen, sie stellen aber ähnlich wie bei Bryum und Bartramia Hemmungsbildungen dar.

Die stickstoffreien Kulturen aller Arten von Moossporen zeigten von Beginn der Keimung an schon makroskopisch einen auffälligen Unterschied gegenüber vollkommen ernährten hinsichtlich der Färbung. Der letzteren eigene grüne, durch die Gegenwart des Chlorophyllfarbstoffes bedingte Farbenton fehlte jenen gänzlich. Die Ausbildung der Chlorophyllkörner war nicht unterdrückt, ihre Färbung war jedoch so blaß, daß sie erst bei starker Vergrößerung in Erscheinung trat und bei Besichtigung mit unbewaffnetem Auge die braunen Exinen der Sporen das Aussehen bestimmten.

Die Stärkebildung bei Stickstoffhunger war bei weitem nicht so reichlich als auf den vollständig ernährten Kulturen, hingegen fand sich Öl in sehr großen Mengen in Gestalt kleiner Tröpfchen. Besonders großtröpfiges Öl und sehr geringe Stärkemengen führten die Bryumkeimlinge. Die normal ernährten Kulturen speicherten fast ausschließlich Stärke und nur sehr selten Öl. Die Sporen von Bryum keimten auch bei Stickstoffmangel meist mehrseitig aus; die von Funaria schritten verhältnismäßig selten und dann erst, nachdem das zuerst gebildete Rhizoid eine beträchtliche Länge erreicht hatte, zur Bildung eines neuen Rhizoid.

Alle bei Stickstoffhunger gezüchteten Protonemen konnten bei Übertragung auf normal zusammengesetzte Nährlösung leicht zu Chlorophyll- und Chloronemabildung veranlaßt werden. Sporen von Funaria mit 60 Teilstrichen langen Rhizoiden, auf stickstoffreier Lösung gezüchtet, zeigten auf diese Weise bereits am nächsten Tag schon makroskopisch lebhafte Grünfärbung und an der Spore ausgekeimt Chloronema von zwei Teilstrichen Länge. Das Rhizoidenwachstum geriet dabei ins Stocken. Hemmungsbildungen von Bryum, auf Knopsche Nährlösung gebracht, wiesen nach drei Tagen intensive Chlorophyllbildung und nur noch ganz minimale Ölmengen auf.

B. Keimung bei Phosphatmangel.

Zur Anwendung kamen Nährlösungen folgender Zusammensetzung:

1,0 g KNO_3	1,0 g KNO_3
0,5 g $Ca_3P_2O_8$	0,5 g $CaSO_4$
0,5 g $MgSO_4 + 7\,H_2O$	0,5 g $MgSO_4 + 7\,H_2O$
0,05 g $FeSO_4 + 7\,H_2O$	0,05 g $FeSO_4 + 7\,H_2O$

in je 100 ccm aq. dest. gelöst.

Versuche mit Funaria- und Bryumsporen führten zur Aufstellung folgender Tabellen:

Funaria:

0,0082 %, 0,0082 %,
ausgesät am 6. Juli:

	Mit P.		Ohne P.	
	Chloronema	Rhizoid	Chloronema	Rhizoid
7. Juli	—	5	—	—
8. „	—	10	—	5
9. „	10	20	—	30
10. „	25	25	—	40
11. „	30	25	—	50
12. „	35	30	—	60
13. „	40	35	—	65
14. „	42	35	—	68
15. „	50	40	—	70
19. „	50	40	—	75

Funaria:

0,0123 %, 0,0123 %,
ausgesät am 6. Juli:

	Mit P.		Ohne P.	
	Chloronema	Rhizoid	Chloronema	Rhizoid
7. Juli	—	6	—	—
8. „	—	10	—	4
9. „	10	30	—	35
10. „	30	35	—	45
11. „	35	40	—	50
12. „	40	45	—	60
13. „	45	45	—	60
14. „	50	50	—	65
15. „	55	50	—	70
19. „	70	50	—	75

Bryum:

0,0082 %, 0,0082 %,
ausgesät am 6. Juli:

	Mit P.		Ohne P.	
	Chloronema	Rhizoid	Chloronema	Rhizoid
7. Juli	—	—	—	—
8. „	—	—	—	—
9. „	6	—	—	—
10. „	18	—	—	—
11. „	25	—	5	—
12. „	50	—	5	—
13. „	60	—	6	—
14. „	60	—	10	—
15. „	80	—	15	–
18. „	100	—	18	—
1. August	2 mm		40	—

Bryum:

$0{,}0123\,\%$, $0{,}0123\,\%$,

ausgesät am 6. Juli:

	Mit P.		Ohne P.	
	Chloronema	Rhizoid	Chloronema	Rhizoid
7. Juli	—	—	—	—
8. „	2	—	—	—
9. „	10	—	—	—
10. „	20	—	3	—
11. „	25	—	8	—
12. „	40	—	8	—
13. „	45	—	10	—
14. „	50	—	12	—
15. „	60	—	20	—
18. „	90	—	30	—
1. August	$1^1/_2$ mm		40	—

Funaria keimt bei Phosphormangel nicht gleichzeitig mit der Normalkultur aus. Auf beiden Kulturen, phosphorfreien wie phosphorhaltigen, ergrünen die Sporen zu gleicher Zeit; das Auskeimen bei Phosphorhunger erfolgt jedoch einen Tag später. Diese Verzögerung in der Entwicklung hält indessen nicht an, denn bereits am dritten Tag haben die Rhizoiden der phosphorfreien Kultur die der Vergleichskultur an Länge übertroffen. Diese nachträglich aufgetretene Beschleunigung der Rhizoiden dauert fort und nach zehn Tagen erreichen die Rhizoiden fast die doppelte Länge der auf normalen Kulturen gewachsenen, ohne aber die Länge der bei Stickstoffmangel beobachteten zu erlangen.

In zahlreichen Fällen erfolgte bei Funaria das Auskeimen in ziemlich breiten chloronemaartigen Gebilden mit viel Chlorophyll. Im weiteren Entwicklungsverlauf trat jedoch der Rhizoidencharakter des Fadens deutlich hervor. Chlorophyllarm, wie gewöhnlich auf vollständiger Nährlösung, blieben indessen die Rhizoiden bei Phosphorhunger nur selten, namentlich alte Rhizoiden reicherten sich mit dunkelgrünen Chlorophyllkörnern an. Auffällig war bei Funaria auf allen Kulturen ohne Phosphor die intensiv grüne Färbung der Chlorophyllkörner gegenüber denen der Normalkulturen [1]).

Das Auskeimen der Funariasporen erfolgte bisweilen nicht nur an einer Stelle; nach etwa neun Tagen, als die Rhizoiden eine größere Länge erreicht hatten, trat bei einigen an dem dem Rhizoid entgegengesetzten Pol kurze Chloronemabildung ein, gekennzeichnet durch den

1) Dieser Fall von tiefgrüner Färbung des Chlorophylls bei Phosphormangel scheint nicht vereinzelt zu sein; auch Berthold beobachtete bei phosphorfrei gezogenen Exemplaren der grünen Zimmertradescantia eine „schön dunkelgrüne“ Färbung der Blätter. (G. Berthold, „Untersuchungen zur Physiologie der pflanzlichen Organisation“, 2. Teil, 1. Hälfte. Leipzig 1904, pag. 196.)

großen Chlorophyllreichtum und die größere Breite gegenüber den Rhizoiden. In seltenen Fällen war ein direktes Auskeimen zu Chloronema bei solchen Sporen zu beobachten, die im Vergleich zu anderen sehr spät austrieben.

Bei Bryum wurde der Zeitpunkt des Auskeimens noch weiter als bei Funaria hinausgeschoben. Das Auskeimen trat erst am vierten oder fünften Tage nach der Aussaat ein. Die Sporen verharrten bis dahin in ergrüntem Zustand; die Chlorophyllfarbe war nur bisweilen die intensiv grüne, bei Funaria beobachtete. Die ausgekeimten Bryumsporen zeigten anfangs deutlich Chloronemacharakter. Etwa vom zehnten Tag an trat er jedoch zurück und das Chloronema bräunte sich am Vegetationspunkt. Nach einigen weiteren Tagen hatte sich die Bräunung auf alle Teile des Protonemas ausgedehnt; von Inhaltsbestandteilen traten dann nur noch großtröpfiges, grünschimmerndes Öl und geringe Stärkemengen hervor.

Nach dem Aussäen auf phosphorfreie Nährlösung verschwinden bei Sporen aller Arten die großen Ölquantitäten im Innern der Spore und es kommt zur Bildung von stäbchenförmigen, oft kräftig gefärbten Chlorophyllkörnern. Der Sporeninhalt besteht dann meist aus geringen Mengen Öl und großen grünen Klümpchen von stärkebeladenen Chlorophyllkörnern. Im weiteren Entwicklungsverlauf treten bei Funaria die Ölmengen immer mehr zurück, um so kräftiger entwickeln sich die Stärkemengen. Am 1. August hatte diese Stärkebildung bei Funaria derart zugenommen, daß der ganze Sporeninhalt mit großen, dicken Ballen dicht angefüllt war, ohne daß die Öltropfen gänzlich verschwunden waren.

Die Ergebnisse der angestellten Versuche sind die folgenden: Wie bei der Keimung auf normalen Nährlösungen, so zeigt Funaria auch bei Mangel an unentbehrlichen Nährstoffen, wie Stickstoff und Phosphor, gegenüber den Sporen anderer Moose erhebliche Unterschiede. Bei Stickstoffmangel machen alle Funariasporen von ihrer Fähigkeit, Rhizoiden zu bilden, Gebrauch, und zwar kommt es zu einer abnorm langen Rhizoidenbildung infolge Stickstoffhungers, und schon im Keimungsbeginn macht sich vollständig ernährten Kulturen gegenüber ein Unterschied in der Länge der ausgekeimten Fäden bemerkbar. Den anderen Moossporen kommt, soweit sie von mir untersucht worden sind, dieses Vermögen, so energisch wie Funaria zu reagieren, nicht zu; sie schreiten nur zu Hemmungsbildungen, doch löst auch bisweilen bei ihnen Stickstoffmangel einen Wachstumsreiz aus, indem die stickstofffreien Kulturen ein anfänglich kräftigeres Austreiben beobachten lassen.

Darin, daß die Sporen von Bryum, Bartramia und Polytrichum im Gegensatz zu denen von Funaria mit einer Rhizoidüberverlängerung nicht zu reagieren vermögen, liegt ein Beweis dafür, daß die bei Funaria beobachtete kräftige Rhizoidentfaltung mit gesteigerten Ansprüchen auf Nährsalze, besonders stickstoffhaltige, in Zusammenhang zu bringen ist.

Bei Sporen aller Moose unterbleibt infolge Nitratmangels eine Chloronemabildung gänzlich, da der fehlende Stickstoff einen entscheidenden Einfluß auf die Bildung des Chlorophyllfarbstoffs gewinnt. Die blaßgrüne Färbung der Leucoplasten, wie sie sich bei starken Vergrößerungen beobachten läßt, ist jedenfalls auf geringe Mengen Chlorophyllfarbstoff zurückzuführen, die sich mit Hilfe von Stickstoff, der in geringen Mengen im Innern der Spore in geeigneter Form aufgespeichert war, bilden konnten.

Weniger tiefeingreifende Veränderungen bei der Sporenkeimung bedingt Phosphormangel. Die Wirkung ist bei Funaria eine ähnliche, wie sie Benecke bei Lunularia cruciata beobachtet hat. Funaria schreitet mit wenig Ausnahmen zur Bildung von Rhizoiden; ihre Entwicklung gegenüber solchen der Vergleichskulturen ist zunächst eine verzögerte, dann eine beschleunigte. Bryum bildet keine Rhizoiden aus, sondern Chloronema, das bald den Charakter von Intermediärbildungen annimmt. Das Chloronema wird bei Phosphormangel nicht wie bei fehlendem Stickstoff vollständig unterdrückt, aber zweifellos an seiner normalen Entfaltung gehindert, obwohl Phosphormangel die Entstehung des Chlorophyllfarbstoffs nicht beeinträchtigt, ja bisweilen sogar zu fördern scheint.

Das Verhalten der Keimungsrhizoiden von Funaria bei Stickstoff- und Phosphormangel charakterisiert dieses Pflänzchen deutlich als Nitrat- oder Ruderalmoos. Man kann sich im Freien leicht von seiner Nährsalzgier überzeugen, wenn man die Standorte dieser Pflänzchen untersucht. Sie gedeihen nur dort, wo ihnen reichliche Nährsalzquellen gewährleistet sind. Im höchsten Grade auffällig ist ihre Vorliebe für verlassene aschenreiche Feuerstätten mit verkohlten Holzresten in Wäldern. Diese kahlen Stellen werden zuerst von ihnen besiedelt und erscheinen dann zur Zeit der Sporogonreifung als gelbe bis dunkelrote Inseln inmitten der übrigen Vegetation so dicht von den Pflänzchen bewohnt, daß sie Konkurrenten im Fortkommen zu hindern scheinen.

Ebensogern als auf Aschenresten siedelt sich Funaria, wie kaum ein anderes Moos, auf Blumentöpfen und Beeten an, die der menschlichen Pflege unterstehen.

Noch der Untersuchung bedarf es, wie sich andere Nitratmoose, z. B. Splachnumarten, bei der Keimung verhalten und ob ihre Rhizoiden bei Stickstoffmangel die gleiche intensive Überverlängerung zeigen. Sporen solcher Moose waren mir leider nicht zugänglich.

Formen der Rhizoiden.

Bei Untersuchung der Entwicklung des Rhizoidensystems der Laubmoose von der keimenden Spore an zeigt sich, daß die an seinem Aufbau beteiligten Elemente gewisse Verschiedenheiten in der Membranbeschaffenheit und der Stellung der Querwände aufweisen.

Diejenigen Rhizoiden, die hinsichtlich der letzteren Eigenschaft sich am engsten an das mit senkrecht orientierten Querwänden versehene Chloronema anschließen, sind die bei der Keimung der zu konfervenartigen Protonemen austreibenden Sporen von Funaria und Bryum auftretenden Formen (Fig. 1).

In der Mehrzahl der von mir beobachteten Fälle standen die Querwände dieser Rhizoiden senkrecht zu den Längswänden. Müller-Thurgau[1]) berichtet, daß nur die zuerst angelegten Querwände eine zur Außenwand normale Stellung einnehmen, die jüngeren dagegen geneigt sind; ich konnte mich, besonders an sehr langen, bei Stickstoffhunger gezüchteten Rhizoiden davon überzeugen, daß die Mehrzahl von ihnen durch senkrecht stehende Querwände gegliedert sind. Daneben kommen solche Formen vor, deren Querwände anfangs senkrecht stehen, später um 25° geneigt sind. Als Hauptkennzeichen der in Rede stehenden Rhizoiden muß hervorgehoben werden, daß sie farblose, fädige, unverzweigte und sehr chlorophyllarme Gebilde darstellen, die dem Chloronema an Breite beträchtlich nachstehen. Als zweites Merkmal kommt hinzu, daß ihre Querwände entweder durchgehend oder nur teilweise senkrecht orientiert sind. Hinsichtlich der Neigung der Querwände bestehen demnach zwischen Chloronema und Rhizoid nur insofern Unterschiede, als bei letzterem eine schwache Neigung der Querwand mehr oder weniger häufig auftritt. Das Chloronema zeichnet sich gegenüber diesen Rhizoiden, die sich von der Ansatzstelle an nach ihrem Ende hin verjüngen, durch konstanten Durchmesser aus; es führt zahlreiche meist rundliche Chlorophyllkörner und kontrastiert dadurch mit den chlorophyllarmen, spindelförmige, oft kettenförmig aneinandergereihte Chlorophyllkörner führenden Rhizoiden.

---

1) Müller-Thurgau, l. c., pag. 480.

Die hyalinen Rhizoiden, die bei der Keimung der Sphagnumsporen auftreten, sind mit den eben beschriebenen Rhizoiden von Funaria und Bryum nicht in allen Stücken in Analogie zu bringen. Abgesehen von geringfügigen Breitenunterschieden dieser beiden Formen sind ihre Anlagen verschieden. Nach Sprengung des Exosporiums nimmt bei Sphagnum die Sporenzelle in der Keimungsrichtung stark an Volumen zu und treibt an dem vom Exosporium freien Pol, falls es zu einer von Rhizoidenbildung begleiteten Keimung kommt, zwei Schläuche aus, deren einer zum eigentlichen Chloronema, der andere zum Rhizoid wird. Es findet demnach hier die Anlage von Rhizoid und Chloronema nebeneinander statt, eine Erscheinung, die bei der Keimung von Funaria oder Bryum nicht zu beobachten ist; bei letzteren entspringen Rhizoid und Chloronema im häufigsten Falle an zwei annähernd einander entgegengesetzten Polen und nur selten werden sie zueinander senkrecht, nie aber nebeneinander wie bei Sphagnum ausgebildet. Außer dem eben beschriebenen kommt bei Torfmoosen ein anderer ebenso häufiger Keimungsmodus vor: Das Rhizoid wird nicht aus der Sporenzelle selbst gebildet, sondern geht erst aus der darauf folgenden Chloronemazelle hervor. Dieser Fall, daß das bei der Keimung auftretende Rhizoid der der Sporenzelle benachbarten Zelle entspringen kann, findet sich niemals bei Funaria oder Bryum. Die Stellung der Querwände der Sphagnumrhizoiden war in ihren zuerst angelegten, bisweilen durch reichlicheren Chlorophyllgehalt schwach Chloronemacharakter zeigenden Teilen meist senkrecht, wurde aber nach den Enden hin allmählich schiefer, bis schließlich Neigungswinkel von 45° auftraten. Rhizoiden mit ausschließlich senkrecht orientierten Scheidewänden habe ich nicht beobachten können.

Eine feinfädige, fast farblose Form von Rhizoiden mit nur senkrecht orientierten Querwänden fand ich in seltenen Fällen bei Polytrichum und Bryum als seitliche Auszweigungen des Chloronema. Sie stellen einen besonderen Rhizoidentypus dar, der auch auf Wasserkulturen nicht fehlt. Ihrem Bau nach entsprechen diese Rhizoiden den Formen wie sie Heald[1]) bei Bryum capillare und Goebel[2]) bei Physcomitrium pyriforme beobachtete. Ähnlichkeiten dieser Rhizoiden mit den Keimungsrhizoiden von Funaria und Bryum bestehen, aber bei beiden sind Zeit und Ort der Entstehung verschieden. Die Keimungsrhizoiden nehmen ihren Ursprung aus der Sporenzelle, noch ehe andere

1) Heald, l. c., pag. 40.

2) Goebel, „Über die Jugendzustände der Pflanzen“, Flora 1889, pag. 8.

Rhizoiden angelegt sind: die in Rede stehenden Rhizoiden entstehen erst sekundär vom entwickelten Chloronema aus.

Hat das Chloronema eine gewisse Mächtigkeit erlangt, so schreitet es in der Mehrzahl der Fälle zur Ausbildung von kräftigeren, meist braun gefärbten Rhizoiden mit durchgehend um 45° geneigten Querwänden. Diese Rhizoiden, die eine direkte Fortsetzung oder eine seitliche Auszweigung des Chloronemas darstellen, kann man als die eigentlichen Rhizoiden des Protonemas bezeichnen. Sie sind charakterisiert durch den gleichmäßigen, nur am Vegetationspunkt verengerten Durchmesser, durch ihren sehr geringen Chlorophyllgehalt und durch ihre stark, gewöhnlich um 45° geneigten Querwände. Nicht zu leugnen ist allerdings, daß die gegebene Charakteristik in einem Falle versagt, denn sie läßt sich auf die feinen Auszweigungen der Wurzelfilzrhizoiden nicht anwenden, weil hier häufig senkrecht gestellte Querwände vorkommen. Belanglos erscheint es, daß die letzte Querwand der feinen unterirdisch wachsenden Rhizoidenäste oft senkrecht gestellt ist.

Die für diese Rhizoiden aufgestellte Charakteristik kann nicht als erschöpfend gelten, sie betont nur die diesen Rhizoiden gemeinsam zukommenden Merkmale. Zu ihnen treten noch bei einzelnen Gruppen verschiedene Kennzeichen hinzu, die eine Aufstellung folgender Untertypen gestatten:

1. Glatte, meist braun gefärbte Rhizoiden.
2. Papillöse Rhizoiden.
3. Farblose Rhizoiden mit Verwachsungen.
4. Kabelrhizoiden.

Der Gruppe der glatten, meist braun gefärbten Rhizoiden gehören die Mehrzahl der Laubmoosrhizoiden an, z. B. Cinclidotus riparius Host, Orthotrichum cupulatum Hoffm., Grimmia pulvinata Sm., Barbula muralis Timm., Schistotega osmundacea W. et M., Leucodon sciuroides Schwaegr., Andreaea petrophila Ehrh., Funaria hygrometrica Sibth., Dicranum scoparium Hedw., Thuidium delicatulum Br. et Sch., Hypnum molluscum Hedw., Hylocomium splendens Br. et Sch., Ceratodon purpureus Brid., Dicranum undulatum Hedw. Die Längsmembranen dieser Rhizoiden sind vollständig eben und mit braunem bis violettem Farbstoff imprägniert. Seine chemische Zusammensetzung ist noch unbekannt und eine Analyse wird voraussichtlich dadurch auf große Schwierigkeiten stoßen, daß er in reichlicher Menge schwer zugänglich ist. Mir scheint die Vermutung berechtigt, daß er zu den Phlobaphenen gehört, jenen im Pflanzenreich

weit verbreiteten Farbstoffen, welche z. B. Walter[1]) in den sklerotischen Elementen der Farne analytisch nachgewiesen hat.

Die gefärbten Membranen besitzen eine außerordentliche Widerstandsfähigkeit gegen chemische Agentien, besonders gegen Säuren und Alkalien. Starke Kalilauge verändert, von Quellung abgesehen, die imprägnierte Membran der Rhizoiden selbst bei längerem Einwirken nicht, nur Eau de Javelle und Schultzes Macerationsgemisch üben eine tiefeingreifende Veränderung auf den Farbstoff aus. Schon nach fünf Minuten langem Einwirken hat ersteres Reagens den Farbstoff größtenteils vernichtet. Charakteristisch ist das von Correns[2]) und Paul[3]) beobachtete Verhalten aller gefärbten Rhizoiden gegen konzentrierte Schwefelsäure. Sobald diese Säure in Berührung mit den Membranen kommt, tritt augenblicklich eine kräftige Purpurfärbung auf, die um so kräftiger ist, je reicher der Farbstoffgehalt des Untersuchungsobjektes. Nach Pauls Angaben reagieren von den untersuchten Arten nur die gelbbraunen Rhizoiden von Ceratodon purpureus Brid. und Georgia pellucida Rabenh. nicht in der angegebenen Weise. Es scheint demnach, daß der die Rhizoiden imprägnierende Farbstoff keine einheitliche Zusammensetzung hat.

Die physiologische Bedeutung des Farbstoffs liegt jedenfalls in einer Erhöhung der Widerstandsfähigkeit der Membranen; hierfür sprechen besonders die Beobachtungen Pauls. Er ließ Rhizoiden mehrere Tage in konz. H_2SO_4 liegen und fand, daß die hyalinen ungefärbten Teile sehr bald aufgelöst wurden, während die mit Farbstoff imprägnierten Partien allein übrig blieben. Außerdem scheint in der Tat, wie Paul hervorhebt, die Menge des vorhandenen Farbstoffs proportional der Inanspruchnahme der Rhizoiden auf Zug zu sein.

Gewöhnlich sind nicht alle Teile des Rhizoids gleich stark imprägniert; nach dem Vegetationspunkt hin zeigt sich eine Abstufung im Farbenton. Das Ende ist bei den meisten hyalin. Oft geschieht der Übergang zum hyalinen Teil plötzlich, indem der Farbstoff mit einer Querwand aufhört, seltener, z. B. bei Mniumarten, ist die Abstufung in der Farbe eine vollständigere, indem die Längswände der letzten Zelle nach dem apikalen Ende hin allmählich farblos werden. Kräftiger gefärbt sind bei vielen Rhizoiden diejenigen Partien der Längswand, von denen Querwände ihren Ursprung nehmen. Bei Behandlung mit Eau de

---

1) Walter, „Über die braunwandigen sklerotischen Gewebeelemente der Farne usw.“ Bibl. Bot., Heft 18, 1890.

2) Correns, l. c., pag. 128.

3) Paul, l. c., pag. 237—38.

Javelle verschwindet an diesen Stellen der Farbstoff stets zuletzt. Auch beim teilweisen Übergang eines Rhizoids in Chloronema, wo es zur Auflösung des Farbstoffs kommt, sind es die Querwandpartien der Längsmembran, die bis zuletzt ihren Farbstoff bewahren. Die Auflösung geht von den mittleren Teilen der Längswände einer einzelnen Rhizoidenzelle aus; umgekehrt war an Chloronema und hyalinen Rhizoidenenden von Encalypta streptocarpa zu beobachten, daß die Bräunung bei den Querwandpartien beginnt und von hier aus allmählich die Längsmembran ergreift.

Allgemein scheinen die mit Farbstoff imprägnierten Teile nicht mehr wachstumsfähig zu sein; der Vegetationspunkt bleibt immer hyalin und nur bei breiten, ausgewachsenen Rhizoiden tritt er gefärbt auf. Bei Bildung von Seitenästen an alten braunen Rhizoidenteilen durch Austreiben von früh angelegten, ebenfalls gefärbten schlummernden Knospenanlagen wird deren Farbstoff resorbiert.

Die dritte Gruppe von Rhizoiden unterscheidet sich von der eben beschriebenen dadurch, daß die Oberfläche des ganzen Rhizoids, auch die der feinsten Auszweigungen dicht mit zahllosen Papillen besetzt ist. Die Rhizoiden dieser Gruppe sind ebenfalls mit Farbstoff imprägniert und auch die Papillen sind schwach gefärbt. Diese Papillen, von denen Schimper[1]) annahm, daß sie ein von den Wurzelzellen ausgeschiedenes klebriges Sekret darstellen, sind Wucherungen der Rhizoidenlängswände und sind gegen chemische Agentien ebenso widerstandsfähig als diese. Ihre Gestalt ist unregelmäßig und ihre Größe schwankend, die Basis oft schmäler als die Spitze. In mechanischer Hinsicht dürften sie die Rhizoiden wesentlich unterstützen, indem sie durch Bildung einer rauhen Fläche eine sichere Verankerung im Erdreich gewährleisten. Fraglich scheint es, ob sie in ernährungsphysiologischer Hinsicht der Moospflanze irgend welchen Nutzen bieten. Nicht unberechtigt wäre jedoch die Annahme, daß sie eine Bedeutung als Kapillarapparat für Wasser haben. Von diesem Gesichtspunkt aus ließen sie sich den Papillen und Mamillen an Blättern und Stengelteilen vieler Moose vergleichen, deren Bedeutung als solche angenommen ist[2]). Für diese Funktion spräche auch der Umstand, daß ich die zwischen den Papillen befindlichen Hohlräume niemals mit Erdpartikelchen ausgefüllt fand, was eine solche Bedeutung ausschließen würde.

Die zentrifugale Papillierung der Laubmoosrhizoiden findet ihr Gegenstück in der Innenpapillierung der Zäpfchenrhizoiden der Leber-

1) Schimper, W. Ph., „Icones morphologicae etc." Stuttgartiae 1860, pag. 11.
2) Goebel, Organographie, pag. 364—65.

moose. Allerdings kann man in letzterem Falle streng genommen von Papillen nicht sprechen, da hier die Auswüchse mehr leistenförmige sind. Beide Gebilde sind indessen homolog, da sie ihre Entstehung der gleichen Unterlage verdanken; Beziehungen in ihren Funktionen lassen sich nicht auffinden.

Durch besonders kräftige und große Papillierung ist die Gattung Bartramia ausgezeichnet: Bartramia pomiformis Hedw., Bartramia Halleriana Hedw.. Bartramia Oederi Gunner, Bartramia ithyphylla Brid., Bartramia stricta Brid. Kleinere Papillen zeigen die Rhizoiden von: Mnium affine Bland., Mnium hornum Hedw., Anacalypta lanceolata Röhl., Bryum roseum Schreb., Mnium undulatum Hedw. und viele andere.

Die dritte Gruppe umfaßt nur die Gattungen Buxbaumia und Diphyscium. Ihre Rhizoiden sind vollkommen farblos, aber insofern interessant, als häufig Verschmelzungen von einzelnen Rhizoiden vorkommen, so daß H-förmige Bildungen auftreten. Eingehend ist diese Gruppe von Haberlandt[1]) und Paul[2]) beschrieben worden.

Ebenfalls farblos sind die Rhizoiden bei der großen Familie der Polytrichaceen. Sie nehmen eine Ausnahmestellung dadurch ein, daß die einzelnen Rhizoiden sich zu einem Kabel verflechten, derart, daß um ein besonders starkes zentrales Rhizoid schwächere Rhizoiden sich winden. Der Vorteil der kabelartigen Rhizoidengeflechte liegt in einer Erhöhung der Zugfestigkeit und der Möglichkeit einer kapillaren Wasserleitung zwischen den einzelnen Gebilden des Kabels[3]).

Eine besondere Stellung nehmen die Rhizoiden von Encalypta streptocarpa Hedw. und Barbula ruralis Hedw. ein; es sind gewöhnliche glatte braungefärbte Rhizoiden, deren plasmatischer Inhalt eine zähe Schleimschicht von wechselnder Dicke ausgeschieden hat. Bei Barbula ruralis Hedw. ist diese Schleimschicht zart und farblos und infolgedessen schwer zu beobachten, oft aber durch dem Schleim anhängende Fremdkörper in ihrem Verlauf gekennzeichnet. Bei Encalypta streptocarpa Hedw. ist die dicke, bräunlich gefärbte Schleimschicht an älteren Rhizoiden erhärtet und zeigt auf Querschnitten bisweilen konzentrische Schichtung, was wahrscheinlich macht, daß nicht nur einmalige Schleimabsonderung stattgefunden hat. Besonders kräftige Schleimanhäufung findet sich bei Encalypta streptocarpa bisweilen

1) Haberlandt, l. c., pag. 223.

2) Paul, l. c., pag. 248.

3) Paul, l. c., pag. 238; Vaupel, „Beiträge zur Kenntnis einiger Bryophyten", Flora 1903, pag. 266—68.

an den hyalinen Teilen des Rhizoids; und am Vegetationspunkt kann es zur Bildung einer wurzelhaubenartigen Hülle kommen. Encalypta streptocarpa ist ein kalkbevorzugendes Moos und mit Vorliebe ein Bewohner der Spalten des Kalkgebirges; der Schleim wird den Rhizoiden als Gleitmittel das Eindringen in die Gesteinsmassen erleichtern und den zarten Vegetationspunkt vor dem Gestein schützen. Außerdem vermag der Schleim Wasser festzuhalten und so die Rhizoiden vor Austrocknung zu bewahren.

Die Bedeutung eines charakteristischen Merkmals für die Rhizoiden der Encalyptaceen kommt dieser Schleimhülle nicht zu, wenigstens habe ich sie bei Encalypta vulgaris nie beobachten können.

Bei Barbula ruralis dürfte die bei den Rhizoiden dieses Mooses beobachtete Fähigkeit, Sandkörnchen, die mit ihnen in Berührung kommen, zusammenzukleben [1], auf diese Schleimabsonderung zurückzuführen sein.

Häufig ließ sich bei Rhizoiden von Encalypta streptocarpa, seltener bei solchen anderer Arten, beobachten, daß in den einzelnen Zellen in Richtung der Längswand, von den Ansatzstellen der Querwand ihren Anfang nehmend, Bogenlinien auftraten, die offenbar von Membranfaltungen herzurühren schienen. Auf Querschnitten und durch Macerieren des Materials konnte ich mich von der Richtigkeit dieser Vermutung überzeugen. Wahrscheinlich lösen sich beim Eintrocknen innere Membranlamellen leicht ab.

Bedeutung und Funktion der Rhizoiden.

Die Wurzeln und wurzelartigen Gebilde dienen allgemein einem doppelten Bedürfnis der pflanzlichen Organismen, dem der sicheren Fixierung am Standort und dem der Aufnahme des zum Lebensbetrieb notwendigen, im Substrat verteilten Wassers mit den in ihm gelösten Nährstoffen. Diese beiden Funktionen der Wurzeln stehen einander in der Regel an Wichtigkeit nicht nach. Eine Verschiebung im Verhältnis der Bedeutung beider Aufgaben tritt jedoch dann ein, wenn die Pflanze an oberirdischen Teilen Organe zur Ausbildung bringt, die — zu Leistungen analog denen der Wurzeln befähigt — eine Entlastung der Wurzeln herbeiführen müssen. Hierbei kommt ausschließlich eine Entlastung in ernährungsphysiologischem Sinne in Frage: sie kann so weit gehen, daß die Wurzeln, wie wir als extremes Beispiel bei den Epiphyten finden, nur noch Haftorgane darstellen.

1) Goebel, „Die Muscineen", Handb. d. Bot. v. Schenk, Bd. II, pag. 374.

Es fragt sich nun, wie liegen die Verhältnisse bei den Laubmoosen, deren Pflänzchen mangels einer Cuticula als Ganzes zur Wasseraufnahme befähigt sind. Sind die Rhizoiden der Laubmoose in der Tat, wie Paul von rein biologischen Gesichtspunkten ausgehend annimmt, in erster Linie Haftorgane, und tritt ihre Bedeutung als nahrungsaufnehmende Organe ganz zurück?

Es ist unmöglich, diese Frage auf rein experimentellem Wege zu lösen, da zur Größenbestimmung der außerdem allzu heterogenen Funktionen keine Methoden vorliegen. Eine derartige Untersuchung kann sich nur darauf beschränken, Versuche anzustellen, die einen Einblick in die Funktion der Rhizoiden gestatten.

Für den Nachweis, daß ein Organ der Nahrungsaufnahme dient, erschien mir eine geeignete Methode die folgende: Man läßt Pflanzenteile, die zur Bildung des zu untersuchenden Organes befähigt sind, teils auf stickstoffreier, teils auf normaler isotonischer Nährlösung wachsen und vergleicht ihren Wachstumsverlauf. Tritt dann im Vergleich zur Normalkultur bei der stickstoffreien Kultur Überverlängerung oder überhaupt reichlichere Rhizoidenbildung infolge von Stickstoffhunger ein, so muß das fragliche Organ in Beziehung zur Aufnahme des Stickstoffs stehen; es wäre sonst nicht verständlich, warum der Stickstoffmangel eine Verlängerung resp. Vermehrung dieser Organe bedingt.

In diesem Sinne habe ich die schon früher beschriebenen Versuche bei der Keimung der Funariasporen angestellt und gefunden, daß die Rhizoiden der stickstoffreien Kulturen energisch auf das Fehlen dieses Stoffes reagierten, indem sie ohne Ausnahme mit der Bildung überverlängerter Rhizoiden antworteten. Liegt hierin schon ein deutlicher Hinweis auf die hohe ernährungsphysiologische Bedeutung dieser Rhizoiden, so kommen noch andere Beobachtungen hinzu, die mich zu der Annahme veranlassen, daß die der Spore entkeimenden Wurzelfäden neben Haftorganen auch unentbehrliche Ernährungsorgane darstellen.

Die Rhizoiden treten, wie früher erwähnt, auf Nährlösungen aller Konzentrationen auf; auf denen höchster Konzentration bleiben sie im Gegensatz zu denen niederer kurz, stellen also bald ihr Wachstum ein. In dieser Erscheinung der Abhängigkeit der Rhizoidenbildung von der Konzentration liegt ein Beweis dafür, daß die Rhizoidenentfaltung in enger Beziehung zur Nahrungsaufnahme steht.

Die Bevorzugung der Funariasporen gegenüber denen der früher untersuchten Arten in der Ausbildungsfähigkeit von Rhizoiden erscheint unverständlich, wenn wir diese Rhizoiden nur als Haftorgane betrachten,

da die Standorte dieser Moose die gleich günstigen sind und deshalb an die Keimungsrhizoiden all dieser Moose die gleichen Anforderungen in mechanischer Hinsicht gestellt werden. Die Ursache der stärkeren Rhizoidenbildung der Funariasporen kann nur in dem gesteigerten Nährsalz — spec. Nitratbedürfnis dieser Sporen liegen. Als Reservestoff enthalten sie nur geringe Mengen von stickstoffhaltigen Stoffen; um ihren großen Bedarf an Stickstoff bei der schnell erfolgenden Chloronemabildung zu decken, bedarf es der Oberflächenvergrößerung der Rhizoiden.

Auch den bei der Keimung anderer Moossporen bisweilen auftretenden Rhizoiden wird man einen höheren ernährungsphysiologischen Wert nicht absprechen können; nur erscheint ihre Aufgabe im Vergleich zu denen von Funaria weit geringer infolge der meist bescheideneren Ansprüche ihrer Chloronemata an Stickstoff. Daraus dürfte sich das Verhalten der Bryumsporen bei Stickstoffmangel erklären.

Paul nimmt auch für diese Sporenkeimungsrhizoiden vorwiegend mechanische Bedeutung in Anspruch und als Beweis hierfür führt er das Ergebnis eines von ihm nachgeprüften Experiments von Meyen an. Paul[1]) sagt: „Läßt man Moossporen — ich nahm wieder solche von Funaria — das eine Mal auf feuchtem Sand, das andere Mal auf reinem Wasser auskeimen, so entwickeln sich aus den ersteren entweder vorwiegend oder mit dem grünen Protonema gleichen Schritt haltend Rhizoiden; im zweiten Falle dagegen unterbleibt die Entwicklung derselben und es schwimmt nur grünes Fadengewirre auf dem Wasser.“ Paul sieht in der Unterdrückung der Rhizoiden auf der Wasserkultur ein Ausbleiben der Entwicklung von Haftorganen und einen Beweis für die mechanische Funktion der Rhizoiden. Ich habe wiederholt Funaria-, Bryum- und Sphagnumsporen ausgesät, um mich von der Richtigkeit dieses Experiments zu überzeugen, aber niemals gelang es mir, ausschließlich ein grünes Fadengewirre von Chloronema zu beobachten. Auf Regenwasser waren weder die Bryum- noch die Funariasporen zu normalem Auskeimen zu bringen. Beide zeigten chlorophyllose Hemmungsbildungen mit vorwiegend braunem Aussehen. Die Funariasporen waren nach 5 Wochen nur stark aufgequollen, die Bryumsporen waren teilweise ganz kurz zu gebräunten Gebilden mit grünschimmerndem Öl und sehr blassen Chlorophyllkörnern ausgekeimt. Kräftigere Entwicklung wiesen nur die Sporen von Sphagnum squarrosum auf; sie zeigten teilweise ziemlich lange, schmale Hemmungsbildungen, wie ich sie früher schon bei Stickstoffmangel beobachtet hatte,

1) Paul, l. c., pag. 262.

nur waren im vorliegenden Falle die Chlorophyllkörner zahlreicher und nicht ganz so blaß. Auch das Aussehen dieser Kulturen war infolge des vorherrschenden Farbentones der Exinen braun.

Noch ungünstiger gestalteten sich die Versuche auf destilliertem Wasser, wo es fast nur zu Auftreibungen und Mißbildungen kam. Einen Erfolg im normalen Auskeimen hatte ich erst bei Anwendung von Brunnenwasser. Es gelang festzustellen, daß Funaria auf Brunnenwasser ohne Ausnahme zunächst zur Bildung langer Rhizoiden und erst sekundär zur Entfaltung spärlichen Chloronemas schritt. Damit, daß die Funariasporen imstande sind, auf Wasserkulturen Rhizoiden zu bilden, fällt der Beweisversuch Pauls, daß diese Rhizoiden in erster Linie Haftorgane sind.

Die eingangs erwähnte Methode zur Prüfung der Funktion der Rhizoiden suchte ich auch auf die Rhizoiden der eigentlichen Laubmoospflanze anzuwenden. Zur Benutzung kamen Konzentrationen von 0,004 % resp. 0,003 %, 0,008 % resp. 0,007 % und 0,051 % resp. 0,046 % der früher angegebenen Nährlösungen und 1/2—2 cm lange, sorgfältig in Regenwasser und aqua destillata gereinigte rhizoidenlose Zweigstücke folgender Moose: Mnium hornum Hedw., Mnium affine Bland., Mnium undulatum Hedw., Encalypta streptocarpa Hedw., Hypnum crista cratensis L., Hypnum purum L., Hylocomium splendens Br. et Sch., Hypnum triquetrum L., Thuidium delicatulum Br. et Sch., Cinclidotus riparius Br. et Sch. und Fontinalis antipyretica L.

Das Verhalten der Moosteile auf nitratfreien Kulturen war jedoch nicht immer ein von den Normalkulturen abweichendes. In beiden ging bei Verwendung der Konzentrationen von 0,004 % resp. 0,003 % und 0,008 % resp. 0,007 % die Ausbildung der Rhizoiden genau parallel. Weder in den ersten Tagen noch nach 1—3 Wochen zeigten die nitratfreien Kulturen eine Überverlängerung oder Vermehrung der Rhizoiden. Dagegen zeichneten sich auf beiderlei Nährkulturen die einzelnen Moose untereinander durch verschieden reiche Rhizoidenentwicklung aus. Durch gleich kräftiges Austreiben der Rhizoiden waren die Mniumarten und Encalypta charakterisiert; ihre Rhizoiden erreichten bis zu 1 1/2 cm Länge. Winzige und äußerst spärliche Rhizoiden bildeten die pleurocarpen Moose: Thuidium delicatulum und die Hypnumarten an den Abtrennungsstellen ihrer Zweige und an einzelnen Seitenästchen. Fontinalis bildete nur in einem Falle auf einer nitratfreien Kultur am Stengel einige vereinzelte 1 1/2 mm lange Rhizoidenbündel, Cinclidotus hingegen gar keine. Es findet also eine Abnahme in der Fähigkeit der Rhizoiden-

bildung von den Acrocarpen oder zentralstrangführenden Moosen über die Pleurocarpen nach den Wassermoosen hin statt.

Ebensowenig wie Hellkulturen zeigten nitratfreie und nitratführende Dunkelkulturen dieser Konzentrationen eine Differenz in der Entwicklung der Rhizoiden. Letztere hatten aber bedeutendere Länge, als die der gleichzeitig aufgestellten Hellkulturen erreicht.

Ein teilweise verändertes Bild boten die Kulturen der Konzentration $0_{,051}$ % resp. $0_{,016}$ %, für die Zweigstücke von Mnium undulatum Hedw., Mnium hornum Hedw., Hypnum crista cratensis L. und Fontinalis antipyretica L. zur Benutzung kamen, indem hier eine Förderung des Rhizoidenwachstums und eine Vermehrung der Rhizoiden auf den nitratfreien Lösungen deutlich in Erscheinung trat. Am frühesten, etwa nach 10 Tagen, machten sich die Unterschiede bei jungen Zweigstückchen von Mnium undulatum Hedw. geltend. Auf den kompletten Lösungen entwickelten sich nur wenige und kurze Rhizoiden, auf den nitratfreien bedeutend zahlreichere und längere an allen Teilen des Moosstückes. Die größte Länge der Rhizoiden auf nitratfreien Kulturen erzielte ich an jungen Teilen von Mnium hornum; nach 3 Wochen zeigten die stickstoffhungrigen Moosstücke die auffälligsten Unterschiede gegenüber solchen der Normalkulturen hinsichtlich der Entfaltung der Rhizoiden; sie waren nicht nur länger und zahlreicher, sondern auch reicher verästelt. Gegenüber diesen zentralstrangführenden Moosen zeigten Hypnum crista cratensis L. und Fontinalis das schon früher bei den anderen Konzentrationen geschilderte Verhalten.

Wenn auch die in der angegebenen Weise vorgenommenen Untersuchungen zu keinem einheitlichen Endergebnis führten, so sind sie immerhin geeignet, auf die Funktion der Rhizoiden einiges Licht zu werfen. Im Verhalten der Rhizoiden der zentralstrangführenden Moose auf den nitratfreien Lösungen macht sich das Bestreben geltend, aus einem der Ernährung des Sproßsystems hinderlichen Medium in ein ihre normale Funktion gestattendes zu gelangen und die nährsalzaufnehmende Oberfläche durch Vermehrung ihrer Zahl zu vergrößern. Diese Verlängerung und Vermehrung der Rhizoiden repräsentiert eine typische Regulation, die allerdings in unserem Falle durch den gänzlichen Mangel von Stickstoff ihr Ziel verfehlt[1]). Daß die Rhizoiden diese Regulation übernehmen, kann nur für ihre ernährungsphysiologische Funktion sprechen, wie anderseits das Ausbleiben derartiger Regu-

1) Vgl. hierzu die interessanten Ausführungen Beneckes. Benecke, l. c., pag. 40—42.

lationen bei Hypnum und Fontinalis auf eine untergeordnete Bedeutung ihrer Rhizoiden als Organe der Nahrungszufuhr hinweisen muß.

Benecke[1]) unterzog rhizoidenfreie Stücke von Ricciapflänzchen derselben Versuchsanstellung, wie ich sie bei Fontinalis und Cinclidotus angewandt habe und konnte beobachten, daß die stickstoffreie Kultur mit besonders reichlicher Rhizoidenentwicklung reagierte. Das Verhalten der wasserbewohnenden Laubmoose bei Stickstoffmangel ist demnach ein gänzlich verschiedenes gegenüber den von Benecke untersuchten amphibisch lebenden Riccien.

Einen weiteren Hinweis auf die Leistungen der Rhizoiden der Laubmoospflanze geben die Untersuchungen, die Rostock[2]) über die Aufnahme und Leitung des Wassers in den Moospflänzchen angestellt hat.

Rostock unterscheidet entsprechend der Ausbildung des Zentralstranges im Moosstämmchen drei Gruppen von Laubmoosen: Moose mit Zentralstrang, Moose mit rudimentärem Zentralstrang und Moose ohne Zentralstrang. Alle drei Gruppen weisen interessante Verschiedenheiten auf. Die Moose der I. Gruppe mit Zentralstrang kommen an feuchten Orten vor, wo zur Aufnahme für die stets zahlreichen Rhizoiden reichlich Wassermengen zu Gebote stehen. Die Pflänzchen zeigen aufrechten Wuchs, freie unbehinderte Entfaltung der Blätter und eine gewisse Unabhängigkeit voneinander. Die Transpiration ist kräftig und als Assimilationsprodukt findet sich in den meist isodiametrischen Zellen Stärke. Gruppe II und III dagegen führt mit Ausnahme der Barbulaarten nur wenige Rhizoiden und bewohnt trockne, für die Wasseraufnahme schwerlich in Frage kommende Standorte oder Gewässer; die Transpiration fällt. da die Pflänzchen als Assimilationsprodukt in langgestreckten Zellen Zucker führen, gering aus. Von den Wassermoosen abgesehen, kriechen die Stämmchen, dicht mit eng anliegenden Blättchen besetzt, am Boden hin und neigen zu engem Zusammenschluß. Gruppe I bewirkt die Nährsalzaufnahme durch die Rhizoiden und den inneren Transpirationsstrom, die Formen der Gruppe II und III besitzen in dem eng anliegenden Blattwerk ein zur Leitung und Festhaltung des Wassers wirksames Kapillarsystem, das es den am Boden hinkriechenden Pflänzchen ermöglicht, mit ihrer ganzen Oberfläche Nährsalze aufzunehmen. Die Wasserspeicher der ungesträngten Formen sind die großen Kapillarräume der dicht anliegenden Blätter; ihre Füllung geschieht ohne Ver-

1) Benecke, l. c., pag. 35.

2) Rostock, „Über Aufnahme und Leitung des Wassers in der Laubmoospflanze. Inaug.-Diss. Jena. Erfurt 1902.

mittlung der Rhizoiden durch Kapillarwirkung. Der Wasserspeicher der Gruppe I ist der Zentralstrang, seine Versorgung mit Wasser übernehmen fast ausschließlich die Rhizoiden, da nach Rostocks Experimenten die Blätter aufgesogenes Wasser nur in ihrem eigenen Interesse verwenden.

Entsprechend dem von Rostock geschilderten verschiedenen Verhalten der Moose bei der Wasseraufnahme und Speicherung je nach dem Fehlen oder Vorhandensein des Zentralstrangs, muß die Funktion der Rhizoiden eine sehr ungleiche sein. Den Rhizoiden der zentralstrangführenden Moose kommt infolge ihrer Bedeutung als zentralstrangfüllende Organe eine hohe ernährungsphysiologische Aufgabe zu, von deren Wichtigkeit folgende von Rostock angeführte Beobachtung überzeugt: Pflänzchen von Mnium punctatum, in feuchtem Substrat wurzelnd, wurden bei ausgeschlossener äußerer Wasserleitung der Stammspitzen beraubt und in feuchte Atmosphäre gebracht. Nach 1 Stunde traten aus der Schnittfläche Flüssigkeitstropfen aus. Der Wassertransport nach oben durch Rhizoiden und Zentralstrang war also ein äußerst reger.

Mit dem Wegfall des Zentralstranges und dem Auftreten geringerer Transpiration und einer äußeren kapillaren Leitung und Speicherung durch dicht anliegende Blättchen oder Paraphyllien findet eine Entlastung der Rhizoiden in ernährungsphysiologischem Sinne statt. Die Bedeutung der Rhizoiden als Organe der Nahrungszufuhr schwindet und ihre Funktion als Haftorgane tritt in den Vordergrund. In dem Maße, als sie mehr mechanischen Zwecken dienen, muß bei der Mehrheit dieser Moose ihre Zahl eine Verringerung erfahren und sie werden nur noch dort zahlreicher auftreten, wo sich die Notwendigkeit der Fixierung des Pflänzchens am Standort geltend macht. Reichliche Rhizoidenentfaltung müssen deshalb infolge erhöhter Ansprüche an das mechanische Haftsystem zentralstranglose Epiphyten und Gesteinsmoose aufweisen. Auch Vertreter der zentralstrangführenden Moose, die sich an exponierten Stellen angesiedelt haben, werden natürlich ein kräftigeres Rhizoidensystem als gewöhnlich zeigen.

Am weitesten ist die Reduktion der Rhizoiden als Ernährungsorgane bei den Wassermoosen gegangen; hier bedarf es keines Beweises, daß sie ausschließlich Haftorgane darstellen.

Wir finden also bei den Laubmoosen eine Abstufung im ernährungsphysiologischen Verhalten der Rhizoiden, derart, daß die ernährungsphysiologische Bedeutung, bei den Formen mit Zentralstrang beginnend, nach den zentralstranglosen Moosen hin abnimmt, bis sie bei den Wassermoosen vielleicht gänzlich schwindet.

Zur Beurteilung der Aufgaben der Protonemarhizoiden liegen bis auf die Sporenkeimungsrhizoiden, deren Bedeutung ich klargelegt habe, keine Anhaltspunkte vor. Meines Erachtens scheint jedoch die Annahme gerechtfertigt, daß sie wesentlich als Haftorgane zu würdigen sind, da auch dem Chloronema, infolge der engen Berührung mit dem Boden, eine direkte Aufnahme der Nährsalze möglich ist.

Die gewonnenen Resultate stimmen nur zum Teil mit denen Pauls überein, nur insofern, als die Rhizoiden der Laubmoose ohne oder mit rudimentärem Zentralstrang in Frage kommen. Die abweichenden Auffassungen erklären sich aus der Verschiedenheit der Wege, die wir eingeschlagen haben, um zum Ziel zu gelangen. Paul kommt unter Vernachlässigung der zentralstrangführenden Moose zu der Ansicht, daß die Rhizoiden kaum andere als mechanische Bedeutung haben könnten. Seinen Darlegungen kann man nicht den Vorwurf der Einseitigkeit ersparen, denn bei Prüfung seiner Beweise findet man, daß sie gegenteilige Ansichten nicht ausschließen. Als Argument für seine Anschauung betrachtet er unter anderem den Umstand, daß die Rhizoiden dort, wo sie am stärksten in Anspruch genommen werden, am kräftigsten entwickelt sind, so je nach der Beschaffenheit des Bodens, auf Sandboden am längsten, auf Tonboden am kürzesten. Aus dieser von Paul nachgewiesenen Tatsache, daß die Rhizoiden auf dem lockeren Sandboden am längsten sind, läßt sich nicht folgern, daß diese Verlängerung ausschließlich im Zusammenhange mit der Haftfunktion der Rhizoiden steht. Es mußte berücksichtigt werden, daß mit der Änderung der Bodenbeschaffenheit neben den mechanischen Bedingungen auch die Bodenqualität und damit Luftgehalt, Nährgehalt und Wasserkapazität des Bodens andere werden und als wichtige Faktoren die Gestaltung der Rhizoiden beeinflussen. Für höhere Pflanzen ist auf die Längenunterschiede in der Entwicklung des Wurzelsystems auf magerem Sandboden und anderen fetteren Substraten mehrfach hingewiesen worden[1]), und solche Beobachtungen mußten bei Beurteilung der Funktion wurzelähnlicher Organe, bei denen mit der Möglichkeit ernährungsphysiologischer Bedeutung zu rechnen war, Beachtung finden.

Ebensowenig liegt in der Tatsache, daß die Rhizoiden bei schwimmenden Moosen fehlen, eine Stütze von Pauls Anschauung. Die Rhizoiden können wie die Wurzeln vieler phanerogamer Hydrophyten im Wasser auch deshalb überflüssig sein, weil die Nährstoffaufnahme auch ohne ihre Beihilfe in ausreichendem Maße erfolgen kann. Übrigens

---

1) Vgl. z. B. Benecke, l. c., pag. 37.

konnte ich mich davon überzeugen, daß die Ausbildung der Rhizoiden auf Wasser nicht immer unterdrückt wird. Funariapflänzchen, mit wenigen kurzen Rhizoiden auf Tonscherben festgeheftet, waren in ein Glasbecken mit sehr reinem Regenwasser gebracht worden. Nach einiger Zeit lösten sich die Pflänzchen los und schwammen nun teilweise untergetaucht auf der Oberfläche. Nach sechs Wochen hatten die $^1/_2$ cm großen Pflänzchen $3^1/_2$ cm lange braune Rhizoiden gebildet, die keine Neigung verrieten, in Chloronema überzugehen. Ich vermute, daß diese Rhizoidenbildung dem Nahrungsbedürfnis der Pflänzchen in dem nährstoffarmen Regenwasser entsprang, und daß es sich hier um eine Bestätigung der Anschauung Klemms[1]) handelt, wonach Rhizoidenbildung ein Zeichen für Bedürfnis der Pflanzen an Nährsalzen ist.

Die Schiefstellung der Querwände in den Laubmoosrhizoiden.

Die junge Zellwand in sich teilenden Zellen nimmt in der großen Mehrzahl der Fälle eine solche Stellung ein, daß sie eine relativ kleinste Fläche, eine sogenannte Minimalfläche, darstellt; sie setzt sich einer älteren in derselben Weise an, wie es eine gewichtslose Flüssigkeitslamelle tun würde. Diese merkwürdige Ähnlichkeit im Verhalten von Zellwand und Flüssigkeitslamelle gab Veranlassung, die Erscheinung der Zellwandbildung auf die für Flüssigkeitslamellen geltenden, von Plateau und seinen Schülern eingehend erforschten Gesetze zurückzuführen. Ein Beispiel auffälliger Querwandstellung, das dem bei Flüssigkeitslamellen studierten Verhalten nicht entspricht, bieten die Rhizoiden der Laubmoose. Die das Rhizoid gliedernden Trennungswände stellen in der Mehrzahl der Fälle nicht Flächen minimae areae dar, sondern nehmen eine zu den Längswänden geneigte Stellung ein.

Das abnorme Verhalten der Rhizoidenquerwände legt die Vermutung nahe, daß diese Abweichung von einer sonst fast allgemeinen Gesetzmäßigkeit keine zufällige sein kann, sondern eine für den Organismus vorteilhafte Einrichtung darstelle. Offenbar von einem solchen Gesichtspunkt aus gab Haberlandt, nachdem die Unhaltbarkeit der Müller-Thurgauschen Theorie bewiesen war, seine Erklärung für das sonderbare Verhalten der Querwände, wonach ihre Schiefstellung eine „Forderung des Prinzipes der Oberflächenvergrößerung“ sei und den osmotischen Stoffverkehr der einzelnen Zellen erleichtere. Seine Ansicht hat meines Wissens ohne Kritik allgemein Anerkennung gefunden

1) Klemm, „Über Caulerpa prolifera“, Flora 1893, pag. 484.

und es dürfte kaum gelingen, Einwände schwerwiegender Natur ihr gegenüber geltend zu machen. Ein Moment, das zu ihren Ungunsten spricht, sei hier angeführt: Die Rhizoiden der Wassermoose, z. B. der Fontinalis- und Cinclidotusarten, haben, wie Haberlandt[1]) selbst erwähnt, die rein mechanische Aufgabe, diese Pflanzen an der Unterlage zu befestigen und doch zeigen sie eine Neigung der Querwände, oft stärker als von 45°. Eine Erklärung für diese Erscheinung vermag die Haberlandtsche Theorie nicht zu geben, weil hier jede wenigstens kräftigere Stoffleitung ausgeschlossen ist; man könnte höchstens einwenden, daß es sich bei den Wassermoosrhizoiden um eine erbliche Fixierung handelt.

Läßt dieser Einwand ein gewisses Bedenken für Haberlandts Theorie zu, so darf nicht verkannt werden, daß dort, wo den Rhizoiden eine kräftige Stoffleitung zufällt, besonders bei den zentralstrangführenden Moosen, eine schiefe Stellung der Querwände dem osmotischen Stoffverkehr förderlich sein muß; ob sie aber wirklich in seinem Dienst steht und aus dem Bedürfnis beschleunigten Stoffaustausches von Zelle zu Zelle entstanden ist, kann nicht als feststehende Tatsache betrachtet werden. Auch grüne Protonemateile dienen, wenn sie sich unmittelbar an Rhizoiden anschließen, dem Weitertransport der Nährsalze, ohne daß damit eine Schiefstellung der Querwände verbunden wäre.

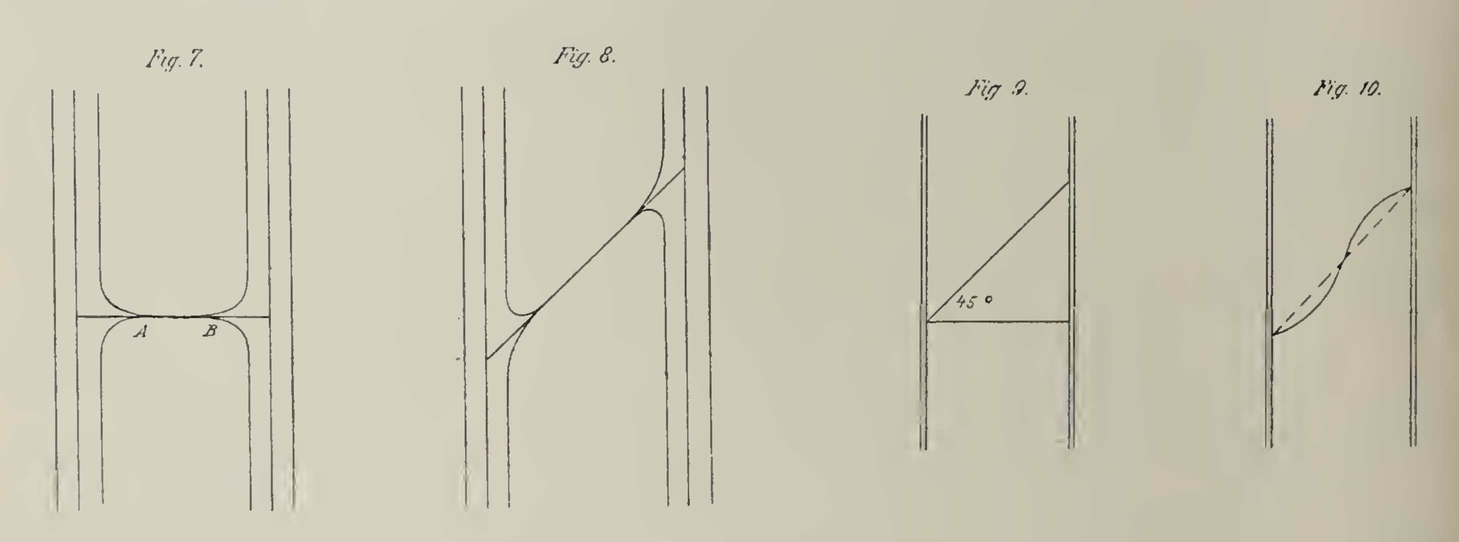
Da auch die früher angeführte Giesenhagensche Erklärung für die Schiefstellung infolge ihres teilweise hypothetischen Charakters keine absolute Klärung der in Rede stehenden Verhältnisse zu geben vermag, erscheint es notwendig, auch von einem anderen Gesichtspunkt aus eine Lösung der Frage über die Bedeutung der schiefgestellten Querwände zu versuchen. Man könnte annehmen, daß es mechanische Bauprinzipien sind, die diese Ausnahme von der Regel erforderlich machen, und daß es sich bei den Rhizoiden um besonders zugfeste Konstruktionen handelt, die dem speziellen Zweck angepaßt sind, mechanischen Eingriffen, denen die Rhizoiden als ausdauernde Gebilde etwa bei wechselndem Wassergehalt des Substrats, Gefrieren und Wiederauftauen usw. ausgesetzt sind, energisch Widerstand entgegenzusetzen. Weiterhin wäre zu erwägen, ob die Schiefstellung bei der Inanspruchnahme dieser Organe auf Biegungsfestigkeit Vorteile zu bieten vermag.

Ehe eine Erörterung der angedeuteten Fragen vorgenommen werden kann, bedarf es einer möglichst genauen Feststellung des anatomischen Baus der Rhizoiden, speziell der Verkittung der Quermembranen mit den Längsmembranen.

1) Haberlandt, l. c., pag. 205.

Besonders geeignete Objekte für dieses Studium boten wegen ihrer beträchtlichen Breite und Größe die Rhizoiden von Encalypta streptocarpa Hedw. und Barbula ruralis Hedw. Es wurde zunächst versucht, mittelst Microtom Quer- und Längsschnitte von ihnen herzustellen, doch scheiterten alle Versuche in dieser Richtung an der Sprödigkeit des Materials.

Mit Hilfe stärkster Vergrößerungen und bei Anwendung von Ölimmersion, besonders leicht nach Vorbehandlung mit Eau de Javelle, gelang es mir festzustellen, daß sich die Rhizoidenlängswand aus zwei ungleichwertigen Teilen zusammensetzt, einer äußeren kontinuierlichen, wahrscheinlich homogenen, nicht lamellierten Schicht, die in ihrer Ausdehnung der ganzen Rhizoidenoberfläche gleichkommt und aus inneren, nicht kontinuierlichen Verdickungsschichten, die in ihrer Gesamtheit von gleichem oder größerem Durchmesser als die äußere Schicht sind[1]). Diese Verdickungsschichten greifen auf den peripheren Teil der schiefen Querwand über und diese selbst sieht man als dunkleren Streifen die Verdickungsschichten benachbarter Zellen trennen, um sich vielleicht an eine zwischen den beiden Schichten befindliche kontinuierliche Lamelle anzusetzen. Ein durch die Achse des Rhizoids gelegter Längsschnitt würde dann schematisiert ein Bild, wie es Fig. 8 zeigt, geben. Würde die Querwand nicht schief, sondern normal zur Außenwand orientiert sein, so ergäbe sich das in Fig. 7 dargestellte Schema.



Denkt man sich nun ein solches Rhizoid mit senkrecht orientierten Querwänden wie in Fig. 7 einer Zugkraft ausgesetzt, so werden die zwischen den Querwänden gelegenen Teile der äußeren und inneren Schicht gedehnt. Zugleich werden aber auch die Querwandpartien in Anspruch genommen und es wird Gefahr vorhanden sein, daß sich die auf die Querwände übergreifenden sekundären Verdickungsschichten in

1) Haberlandt (l. c., pag. 203) erwähnt, daß sich die Außenwandung der Rhizoiden im Alter deutlich in zwei Schichten differenziert.

A und B von ihren Ansatzstellen trennen, wodurch ein Zerreißen der kontinuierlichen Schicht leicht eintreten könnte. Die Verankerung der Verdickungsschichten würde nun eine um so sicherere sein, je weiter sie auf die Querwand übergreifen, damit wäre aber der Nachteil einer beträchtlichen Verminderung des dünnen, den Stoffaustausch ermöglichenden Teils der Querwand verbunden.

Fassen wir demgegenüber den in den Rhizoiden verwirklichten schiefen Verlauf der Querwand ins Auge, so stellt diese eine viel größere, weil elliptische Fläche dar. Mit dieser Vergrößerung sind aber mehr Ansatzstellen für die Verdickungsschichten als früher bei kreisförmigem Durchmesser gegeben, ihre Verankerung muß demnach weit sicherer sein und dem Rhizoid größeren Schutz gegen Zerreißen verleihen. Zugleich können sich die Verdickungsschichten auf der Querwand ausbreiten, ohne daß deshalb der unter Umständen für den Stoffaustausch in Frage kommende Teil eine so weitgehende Beschränkung erführe.

Die Vorteile einer Schiefstellung der Querwände in mechanischer Hinsicht sind demnach nicht zu verkennen. Die gefährdeten Punkte A werden nicht auf einen Kreis, sondern auf eine Ellipse verteilt, so daß die Haftflächen der sekundären Verdickungsschichten wesentlich vergrößert werden.

Von der Vergrößerung, die die Ansatzstellen der Verdickungsschichten bei der Schiefstellung der Querwand erfahren, kann man sich leicht ein zahlenmäßiges Bild schaffen. Nehmen wir an, in einem Rhizoid von kreisförmigem Querschnitt sei eine Querwand um 45° geneigt, gegenüber einer der Längswand senkrecht aufsitzenden Membran. (Fig. 9.) Dann stellt die letztere eine Kreisfläche dar, die geneigte Wand eine Ellipse; die Kreisfläche selbst ist die Projektion der Ellipse und daher ist:

$$\text{Ellipse mal } \cos 45^0 = \text{Kreis,}$$

$$\text{Ellipse} \times \frac{1}{\sqrt{2}} = \text{Kreis}$$

$$\text{Ellipse} = 1{,}4 \times \text{Kreis oder}$$

$$\text{Ellipse} = \text{Kreis} + \frac{4}{10}\,\text{Kreis.}$$

Die Differenz in der Flächengröße einer um 45° geneigten Querwand und einer den Längswänden senkrecht aufsitzenden Fläche ist demnach 0,4. Die Flächenausdehnung einer normal orientierten Querwand wächst um 0,4 ihrer früheren Größe, wenn sie in eine zur Längswand um 45° geneigte Lage übergeführt wird. Eine Größenzunahme

um 0,4 bei einer Drehung der Normalwand um 45° erfahren alle ihre Flächenteilchen, folglich auch die Flächenstücke der Querwand, an denen die sekundären Verdickungsschichten angeheftet sind, und wir können sagen, daß zwischen den Größen der Verwachsungsflächen der Verdickungsschichten einer normal orientierten und einer um 45° geneigten Querwand folgende Gleichung besteht:

Verwachsungsfläche einer um 45° geneigten Querwand = Verwachsungsfläche der normal orientierten Querwand + 0,4 der Verwachsungsfläche der normal orientierten Querwand.

Die bei dieser Berechnung gemachte Annahme, daß die Querwände eine Neigung von 45° zeigen, entspricht der Querwandneigung der Mehrzahl aller Rhizoiden. Nicht selten sind jedoch die Fälle, in denen die Querwand eine gewellte Fläche darstellt, so daß nicht alle Teile der Querwand die gleiche Lagenorientierung gegenüber der Längswand zeigen. Denkt man sich durch die beiden Endpunkte des größten Durchmessers einer solchen gewellten Querwand eine Ebene gelegt, die das Rhizoid in der gleichen Richtung des Raumes teilt, so erhält man in der Mehrzahl der Fälle eine Fläche, die einen Winkel von 45° mit der Längswand einschließt (Fig. 10). Vergleicht man die gewellte Fläche mit der einfachen um 45° geneigten hinsichtlich der Vorteile, die einem Ansatz von Verdickungsschichten geboten werden, so liegt es klar, daß die gewellte Querwand infolge ihrer vergrößerten Oberfläche den Verdickungsschichten einen noch vorteilhafteren kräftigeren Schutz gegen Losreißen von der Querwand gewähren muß, als die ebene um 45° geneigte Membran.

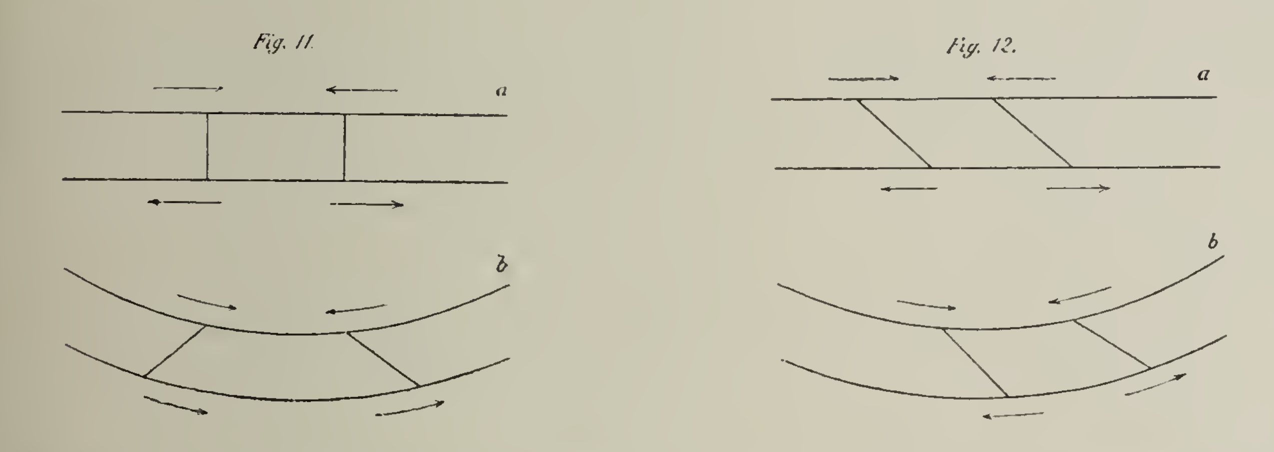
Man kann die Wellung der Querwand ebenso wie ihre Schiefstellung als eine mechanisch vorteilhafte Einrichtung bezeichnen, die dem Rhizoid ermöglicht, auftretenden Zugkräften energisch Widerstand entgegenzusetzen.

Das Prinzip, welches im Bau der Rhizoiden zur Anwendung kommt, ist jenes bekannte, die meisten mechanischen Gewebe und Zellenzüge beherrschende Prinzip der Oberflächenvergrößerung zum Zwecke innigerer Verkittung der einzelnen Elemente. Die feste Verbindung einzelner Zellen wird ihmzufolge durch eine möglichste Vergrößerung der Berührungsflächen zu erreichen gesucht; diejenige Zellengestalt. die diesen Anforderungen des Prinzips der Oberflächenvergrößerung voll entspricht, ist die prosenchymatisch zugespitzte, sie findet deshalb in Fällen, wo es sich um kräftige mechanische Beanspruchung handelt, fast ausschließlich Verwendung.

Auch im Bau der Rhizoiden kann man, wenn man ihre inneren Verdickungsschichten in Betracht zieht, von einer Annäherung an die prosenchymatisch zugespitzte Gestalt sprechen, nur sind die Verdickungsschichten nicht in sich geschlossen, um den Stoffaustausch zu ermöglichen.

Nicht minder zu unterschätzen sind die Vorteile, die einem mit schiefgestellten Querwänden ausgestatteten Rhizoid bei auftretenden Biegungskräften geboten sind.

Fig. 11*a* stelle ein Rhizoid mit normal orientierten Querwänden dar, Fig. 11*b* das gleiche Rhizoid einer Biegung ausgesetzt. In dem Augenblick, wo diese auf das Rhizoid einwirkt, treten die in ihrer Richtung durch Pfeile angedeuteten Kräfte auf; die eine Kraft, an der Angriffsstelle der biegenden Ursache wirkend, sucht die Fasern des Rhizoids zu kürzen, die andere an der Gegenseite auftretend, dehnt die Fasern. Diese beiden antagonistisch wirkenden Kräfte verschieben die Querwände aus ihrer ursprünglichen Lage und stellen sie schief zur Längswand, und zwar suchen bei senkrechtem Ansatz der Quer-



wände die gesamten Biegungskräfte die Wände schief zu stellen. Stehen dagegen die Wände von vornherein schief, wie in der großen Mehrzahl der Rhizoiden (Fig. 12*a* u. *b*), so suchen nur die senkrecht zu den Querwänden auftretenden Komponenten derselben deren Stellung zu verändern, während die übrigen Komponenten parallel zu den Querwänden außer Frage kommen.

Bei senkrecht zum Längszylinder orientierten Wänden kann man nach jeder Seite biegen, die Deformation — gleich kräftige Biegungsursache vorausgesetzt — wird immer dieselbe sein. Bei schief gestellten Querwänden ist die Richtung der Biegung nicht gleichgültig. Erfolgt die Biegung nach der Seite der Fig. 12*b*, so ist die Deformation am geringsten. Bei Biegung nach vorn oder hinten wird die Deformation eine andere, aber sie ist immer geringer als bei senkrecht orientierten Querwänden.

Es wird also die Zelle, falls die Querwände geneigt stehen, bei auftretenden Biegungskräften nur wenig deformiert, da sich die Stellung der Querwände nur unwesentlich ändert. Die Schiefstellung verhindert eine allzu starke Deformation des Zellinhaltes und verringert die Spannung, die bei einer Biegung des Rhizoids zwischen sekundären Verdickungsschichten und Querwand auftreten muß.

Zusammenfassung.

Die Sporen der untersuchten Laubmoosarten zeigen bei der Keimung hinsichtlich der Ausbildung des Rhizoids wesentliche Unterschiede. Zur regelmäßigen Anlage gelangt dasselbe nur bei Funaria, während die Sporen der übrigen Moose nur selten oder keine Rhizoiden ausbilden[1]). Entsprechend verschieden ist das Verhalten der keimenden Sporen bei Nitrat- und Phosphatmangel. Bei Stickstoffhunger schreitet Funaria zu einer mächtigen Überverlängerung des Rhizoidensystems unter vollständiger Unterdrückung des Chloronemas, die übrigen Moossporen entwickeln sich zu chlorophyllosen Hemmungsbildungen. Phosphormangel verzögert zunächst die Keimung, doch kommt es bei Funaria bald zu einer Überverlängerung der Rhizoiden, die indessen nicht die bei Nitratmangel beobachtete erreicht. Das Chloronema wird bei Funaria nicht unterdrückt, erfährt aber nur eine sehr geringe Ausbildung. Bryum bildet bei Phosphorhunger Chloronema, das sich kräftiger als das von Funaria entfaltet, aber sich bald bräunt und den Charakter von Intermediärbildungen annimmt. Das abweichende Verhalten der Funariasporen gegenüber den Sporen der anderen Moose, das in der regelmäßigen Entfaltung der Rhizoiden bei der Keimung und in der Überverlängerung bei Nitrat- und Phosphatmangel seinen Ausdruck findet, charakterisiert Funaria hygrometrica deutlich als Ruderalpflanze.

---

1) Nach Abschluß vorliegender Arbeit bot sich Gelegenheit, die Keimungsvorgänge bei Physcomitrium pyriforme Brid., einem mit Funaria häufig vergesellschaftet vorkommenden Moose zu beobachten. Es zeigte sich, daß seine Sporen nach dem Typus von Funaria auskeimen, d. h. regelmäßig ein Rhizoid ausbilden; Physcomitrium dürfte deshalb ebenfalls zu den Ruderalmoosen zu zählen sein. Unterschiede der Protonemata beider Moose zeigen sich darin, daß am Chloronema von Physcomitrium die schon von Goebel („Über die Jugendzustände der Pflanzen", Flora 1889, pag. 8) beschriebenen fädigen Rhizoiden mit normal gestellten Querwänden als Auszweigungen oder Fortsetzungen des Chloronema zahlreich auftreten; ferner darin, daß die Sporen von Physcomitrium häufig an mehreren Stellen zu Chloronema austreiben.

Die Rhizoiden der Laubmoose zeigen eine Abstufung in ihrem ernährungsphysiologischen Verhalten, derart, daß ihre Bedeutung als Organe der Nahrungszufuhr, bei den Formen mit Zentralstrang beginnend, nach den zentralstranglosen Moosen hin abnimmt, bis sie bei den Wassermoosen vielleicht gänzlich schwindet, während die mechanische Bedeutung in gleichem Sinne wächst.

Die Schiefstellung der Rhizoidenquerwände stellt eine mechanisch vorteilhafte Einrichtung dar, die den Rhizoiden ermöglicht, auftretenden Zugkräften energisch Widerstand zu leisten. Durch die Schiefstellung findet eine wesentliche Vergrößerung der Ansatzflächen der Verdickungsschichten statt, wodurch die Gefahr einer Loslösung abgeschwächt wird. Außerdem verhindert die Schiefstellung bei eintretender Biegung des Rhizoids eine allzu starke Deformation der plasmatischen Zellinhalte.

Die vorliegende Arbeit wurde im botanischen Institut zu Jena unter Leitung des Herrn Professor Dr. Stahl ausgeführt.

Für seine mir in liebenswürdigster Weise stets zuteil gewordene Unterstützung gestatte ich mir, meinem hochverehrten Lehrer meinen wärmsten Dank auch an dieser Stelle auszusprechen.

Über Wirrzöpfe an Salix.

Von **Otto Renner**, München.

Tubeuf erwähnt in einer Mitteilung über die „Wirrzöpfe und Holzkröpfe der Weiden“[1]), daß die Wirrzöpfe „teils durch Wucherungen der Blattknospen, teils durch Wucherungen und Vergrünungen weiblicher Blüten“ entstehen. Küster[2]) weist ausdrücklich darauf hin, daß aus männlichen Kätzchen hervorgegangene Weidenwirrzöpfe nicht bekannt seien, während er über einen Fall von Prolepsis männlicher Infloreszenzen ohne Verbildung berichtet. Unter anderen Schlagwörtern werden sich aber in der Literatur jedenfalls genug Vorkommnisse finden, die hierher zu zählen sind. Zwischen den typischen Wirrzöpfen und kaum vergrünten Kätzchen findet sich eine kontinuierliche Reihe von intermediären Umbildungsstadien, und solange die Ätiologie für keinen Fall sicher aufgeklärt ist, liegt kein Grund vor, den extremen Fällen einen besonderen Platz zu reservieren. Es soll hier jedoch nur eine Arbeit neueren Datums von Velenovský[3]) berücksichtigt werden, der seinerseits die ältere Literatur verglichen hat. Aber es fehlt auch nicht ganz an solchen Beobachtungen über Vergrünung männlicher Kätzchen, die ausdrücklich zu den Wirrzöpfen in Beziehung gebracht werden. Ungefähr zur selben Zeit mit Küsters Publikation machte A. Toepffer[4]) eine kurze Mitteilung über Wirrzöpfe an Weiden, wobei er, unter Bezugnahme auf die Angabe von Tubeuf, auch zwei Fälle erwähnt, in denen die krankhaften Bildungen aus männlichen Kätzchen hervorgegangen waren.

Der Verfasser fand nun im Oktober Verlaubung männlicher Blüten bei proleptisch entfalteten Kätzchen von Salix alba f. pendula an einem Baum, der augenscheinlich Jahr für Jahr im Sommer zahlreiche Wirrzöpfe produziert. Die Kätzchen, welche zuletzt ausgetrieben und sich kaum gestreckt hatten, wichen im Aussehen von normalen wenig ab. Die Staubblätter waren großenteils in weißes Filament und gelbe Anthere gegliedert, doch auch oft mehr oder weniger vergrünt, wobei die rudimentären Pollensäcke immer noch irgendwo auf der Fläche oder am Rand der ziemlich breiten, lanzettlichen, behaarten Spreiten zu finden waren. Die Diskusdrüsen waren manchmal beide noch fleischig und

---

1) Naturwissensch. Zeitschrift f. Land- und Forstwirtschaft, 2. Jahrg., Heft 8.

2) Notiz über die Wirrzöpfe an Weiden. Naturwissensch. Zeitschrift, 3. Jahrg., Heft 3.

3) Vergleichende Studien über die Salix-Blüte. Beihefte zum Bot. Zentralbl. 1904, Bd. XVII, pag. 124.

4) Teratologisches und Cecidiologisches von den Weiden. Allgem. Bot. Zeitschr. für Systematik etc., Nr. 5, Jahrg. 1905.

kahl, doch fehlten immer die Wasserspalten an der Spitze, die wohl der Ausscheidung des Nektars dienen, und dabei war fast allgemein eine Spaltung in pfriemliche Stücke zu beobachten. Die Zahl der Teilungsstücke war bei dem hinteren, der Kätzchenspindel zugewendeten Nektarium regelmäßig zwei (Fig. 1), bei dem vorderen, an die Braktee anstoßenden bewegte sie sich zwischen zwei und fünf, wenn die Spaltung nicht überhaupt unterblieben war (Fig. 6). Die beiden aus der adossierten Drüse hervorgegangenen Teile waren aber auch sehr häufig als völlig getrennte, linealische, grüne, behaarte Blättchen entwickelt (Fig. 5), und endlich nahm die Stelle des hinteren Nektariums dann und wann ein kleiner Sproß mit wenigen Laubblättchen ein (Fig. 2, 3, 4). Die vordere Drüse war nie so stark verbildet.

In anderen Kätzchen, die sich nach der Sprengung der Knospenhülle bedeutend gestreckt hatten, war die Umbildung soweit vorgeschritten, daß eine Zurückführung der hier auftretenden Gebilde auf die Organe

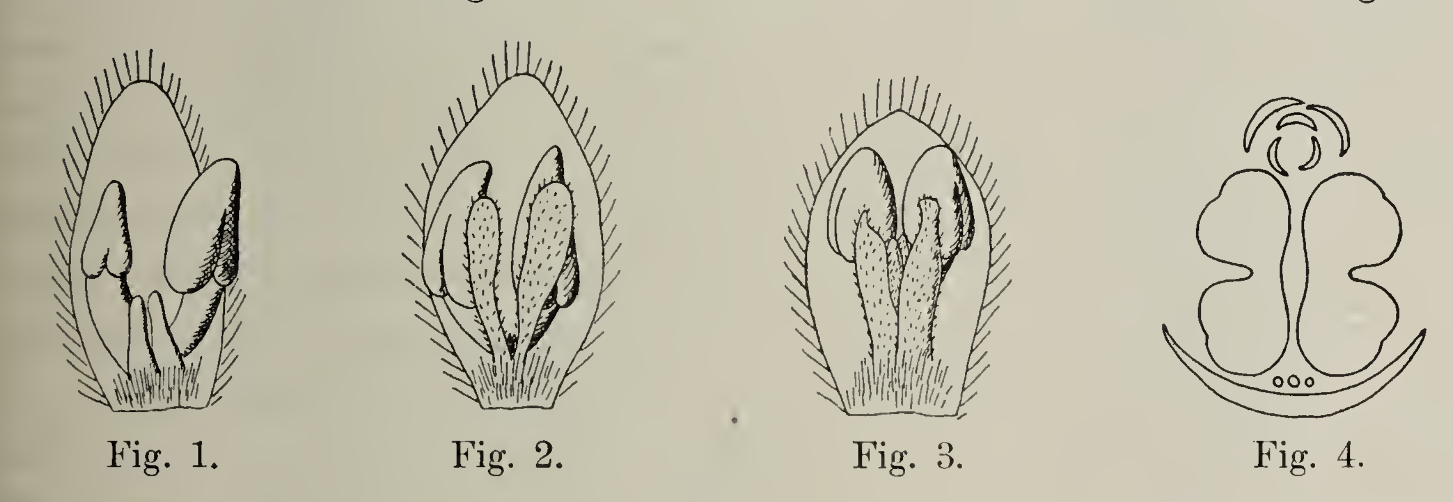


Fig. 1. Fig. 2. Fig. 3. Fig. 4.

der männlichen Blüte nicht mehr möglich erschien. In den Achseln der mehr oder weniger laubblattartigen, manchmal mit kleinen Nebenblättern versehenen Deckschuppen hatte sich in einem Kätzchen überall ein kleiner unverzweigter Laubsproß mit einer ganzen Anzahl von schmalen Blättchen entwickelt. In einem anderen Fall waren die Deckschuppen an ihren verlängerten Achselsprossen hinaufgewachsen, die Verlängerung der Sproßachsen über die Anwachsstelle hinaus war aber nicht mit Sicherheit zu erkennen; vielmehr trugen die vergrößerten, in Form eines einseitig aufgeschlitzten Bechers entwickelten Brakteen in ihrem Grund eine größere Anzahl von Laubsprossen, die kaum sämtlich durch Verzweigung des Achselsprosses erster Ordnung, sondern eher teilweise als Neubildungen entstanden sein dürften. Die Anordnung dieser Sprosse war sehr wechselnd. Verhältnismäßig häufig standen der Kätzchenspindel zugewendet zwei Sprosse mit wenigen, relativ großen Blättern, an das Deckblatt anstoßend ein ähnlicher Sproß, und der Mittelgrund war bedeckt von mehreren knospenförmigen Sprößchen mit sehr kleinen zahlreichen Blättern.

Durch das Entgegenkommen des Herrn Toepffer hatte der Verfasser auch Gelegenheit männliche Wirrzöpfe von Salix incana zu untersuchen, die von demselben Baum stammen wie die von Toepffer a. a. Ort kurz beschriebenen. Am 15. April 1905 gesammelte männliche Zweige tragen je mehrere normale Kätzchen und wenige veränderte, die durch plumpere Form und vergrößerte Brakteen auffallen. In der Achsel jedes Deckblattes sind einmal die beiden normalerweise auftretenden Staubblätter mit gelben Antheren und kurz gebliebenen Filamenten zu finden; dann gegen die Kätzchenachse hin 8—12 akzessorische Stamina mit kurzem Filament und grüner, dicker, aus 4—6 Längswülsten gebildeter Anthere; endlich um den ganzen Komplex von Staubblättern herum zahlreiche Laubblättchen, am schwächsten zwischen

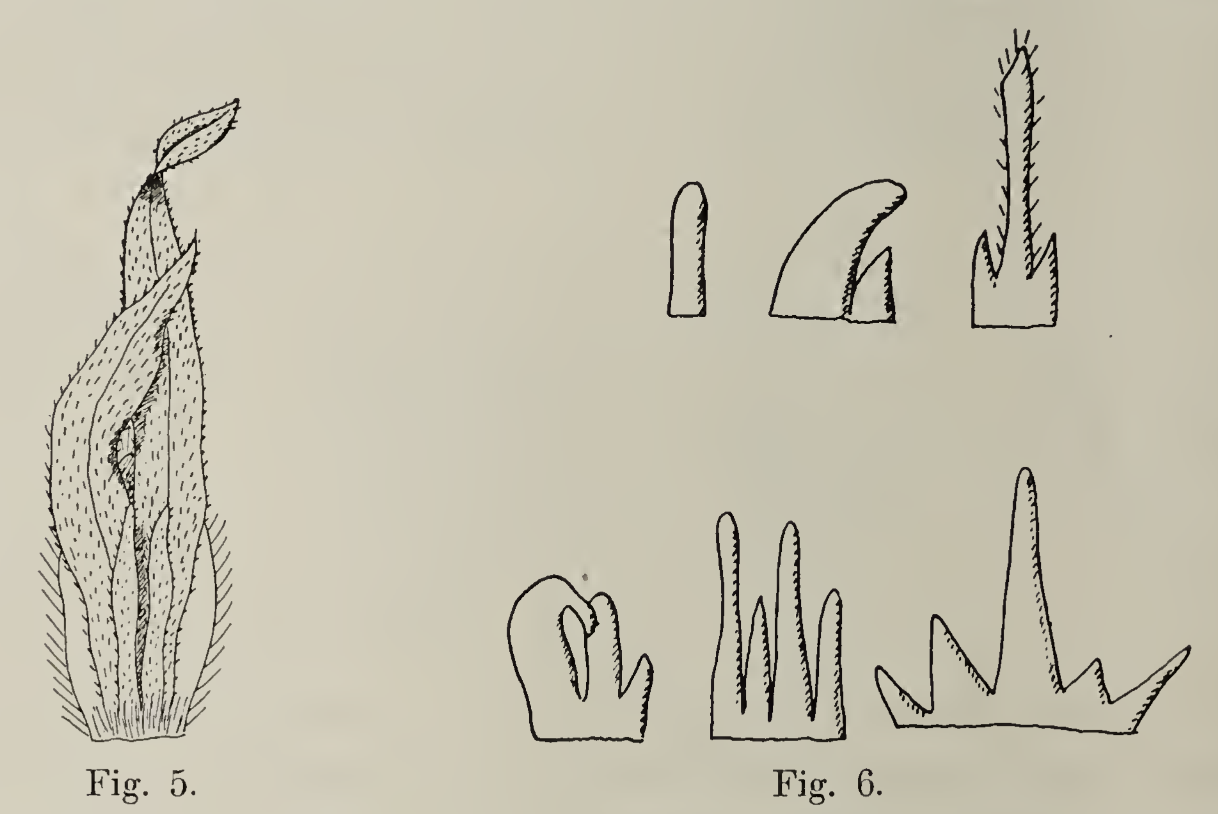


Fig. 5. Fig. 6.

der Braktee und den Stamina, am stärksten auf den Seiten entwickelt. Vom Diskus — Salix incana besitzt nur den hinteren Zahn — ist kein unzweideutiger Überrest zu finden. In anderer Weise umgebildet sind die Blüten an Zweigen, die am 24. Juni 1904 eingelegt wurden. Auch hier sind die normalen Staubblätter als solche überall erhalten. Auffallend ist nur die durchgehends beobachtete Gliederung der Filamente, die in gesunden Blüten fehlt. Die Staubfäden besitzen nämlich ein kurzes dickes Fußstück, dem der etwa fünfmal längere, bei Berührung sich leicht ablösende fadenförmige Teil aufgesetzt ist. Die Lebensdauer der Staubblätter war also über das gewöhnliche Maß hinaus verlängert, aber eine Zurücksetzung in der Ernährung gegenüber den zu weiterem Wachstum befähigten Teilen ist durch die Abgliederung, die allem Anschein nach schon ein Vertrocknen der Filamente eingeleitet hatte, doch angedeutet. Überzählige Staubblätter sind nicht zur Entwicklung gekommen, dafür sind zahlreiche kleine Laubsprosse mit

gezähnten Blättchen vorhanden, so daß die Blüten wie bei Toepffer die „Form kleiner gefüllter Röschen“ zeigen. Gewöhnlich ist zwischen die ganz versteckten Stamina und die Braktee ein sehr kleines Sprößchen eingeschoben, mehrere Sprosse stehen seitlich, und die größte Zahl ist gegen die Spindel hin entwickelt. Von der Drüse fehlt wieder jede sichere Spur. Ob die akzessorischen Blätter und Sprosse sämtlich als selbständige Neubildungen aufgetreten sind oder teilweise der Diskusanlage ihre Entstehung verdankten, läßt sich nicht entscheiden. Die dritte Möglichkeit, daß sie alle auf den Diskus zurückgehen, ist aber jedenfalls abzuweisen, weil die fraglichen Bildungen über die Seiten der Blüte bis nach vorn übergreifen, also über einen viel größeren Raum sich ausbreiten als der ist, den das Nektarium sonst einnimmt.

Noch einen Schritt weiter geht die Verbildung an einem Kätzchen, das nach der Versicherung des Herrn Toepffer von einem im Münchener botanischen Garten kultivierten männlichen Exemplar der Salix pentandra stammt. In der Achsel der laubigen Deckblätter stehen zahlreiche Laubsprosse von der verschiedensten Größe, die Staubblätter fehlen. Von dem oben bei Salix alba an letzter Stelle beschriebenen Fall unterscheidet sich dieses Vorkommen nur durch die größere Zahl und stärkere Ausbildung der Sprosse, in die die einzelne Blüte aufgelöst erscheint.

Die Zeichnungen Küsters a. a. Ort gaben Veranlassung, auch an verbildeten weiblichen Blüten zu untersuchen, ob die serialen Beisprosse des in der Fruchtknotenhöhle zur Entwicklung gelangenden Sprosses auf den Diskus sich zurückführen lassen. Das dem Münchener Garten entnommene Material, ein weibliches Kätzchen von Salix rubra, verdankt der Verfasser der Freundlichkeit des Herrn Dr. Roß. Im unteren Teil der Infloreszenz findet sich hier eine Anzahl von fast normalen Blüten mit kaum verändertem Fruchtknoten und wohl entwickeltem hinterem Nektarium; das vordere fehlt bei Salix rubra regelmäßig. An der Stelle des hinteren Diskuszahns, also wohl aus dessen Anlage hervorgegangen, sind in den oberen vergrünten Blüten vor dem stark vergrößerten Fruchtknoten, in dessen Innerem die Blütenachse durchgewachsen ist und zahlreiche Blätter produziert hat, wenige ziemlich große Blätter zu sehen, meistens zwei in Transversalstellung, doch auch oft drei oder nur eines, und gewöhnlich um deren Basis herum noch ein geschlossener Kranz von winzigen krümeligen Sproßanlagen (Fig. 7, 8, 9). Wie Längsschnitte zeigen, gehören diese Blätter einem Sproß mit sehr kurzer Achse an, dessen unregelmäßig verzweigte Spitze zahlreiche winzige Blättchen trägt und zwischen den ersten großen, seitlich eingerollten Blättern versteckt ist. Dieselbe Eigentümlichkeit des Wachstums zeigt übrigens auch der im Innern des Frucht-

knotens entstandene Sproß, bei dem schon Appel[1]) etwas Ähnliches wahrgenommen hat. Zwischen Fruchtknoten und Deckschuppe fehlt jede Neubildung. An diesen Fall scheint die Beobachtung von Küster sich anzuschließen, der vor und hinter dem Pistill je einen Sproß mit zwei bis vier großen Blättern gefunden hat, wobei der hintere dem vorderen gegenüber immer merklich gefördert war. Vielleicht gehört die hybride Form, die er vor sich hatte, zu denen, die auch in der weiblichen Blüte zwei Drüsen besitzen, und dann dürfte der Sproß zwischen Fruchtknoten und Braktee dem vorderen Nektarium entsprechen. Aber natürlich kann auch eine Neubildung vorliegen.

Mit einer von den beschriebenen Variationen deckt sich das von Velenovský mitgeteilte Vorkommen. Er fand regelmäßig die adossierte

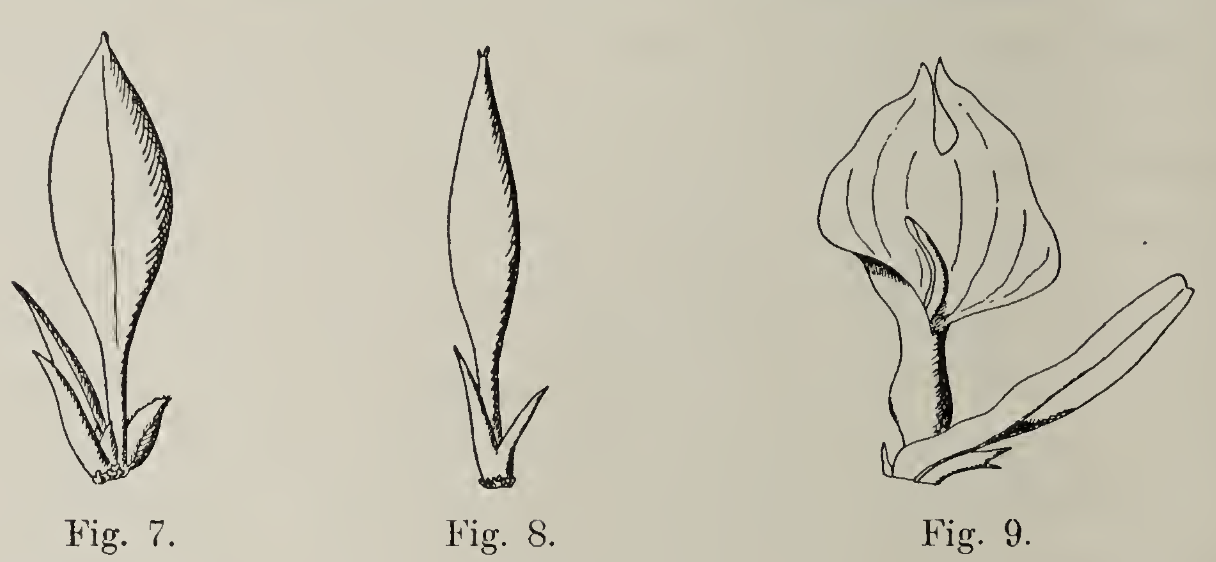


Fig. 7. Fig. 8. Fig. 9.

Drüse gespalten oder durch zwei in die Transversalstellung rückende Blättchen ersetzt, die vordere Drüse, wenn vorhanden, einfach. Ein ziemlich belangloser Unterschied gegenüber dem oben geschilderten Fall bei Salix alba besteht nur darin, daß das Auftreten dieser vorderen Drüse bei Salix aurita, die ihm vorlag, als Neubildung — oder wenn man anders will als Rückschlagserscheinung — zu betrachten ist, weil bei dieser Art normaliter nur die hintere Drüse zur Entwicklung kommt. Die ganze Umbildung faßt Velenovský als Anamorphose auf, die ihm die Mittel zu einer Rekonstruktion der ursprünglichen Blütenverhältnisse an die Hand gibt: die adossierte Drüse weist sich durch ihre Neigung zur Spaltung als dem Vorblattpaar entsprechend aus, das vordere Nektarium ist der Rest eines hypothetischen Perigons. Die Beobachtungen des Verfassers zeigen nun, daß bei Vergrünung aus dem hinteren Diskuszahn ein Blattpaar wohl werden kann, aber nicht werden muß, und daß die vordere Drüse sich nicht wesentlich anders verhält. Daß das vordere Nektarium nie so weit auswächst wie das hintere derselben Blüte, findet sein Analogon in der bei Salix alba

1) Über Phyto- und Zoomorphosen. Inaug.-Diss. Würzburg, Königsberg 1899.

mehrfach beobachteten Art der Entwicklung der ganzen Kätzchen — die an die Knospenschuppe anstoßenden Blüten waren meist viel weniger vergrünt als die dem tragenden Zweig zugewendeten —, und hat seinen Grund wahrscheinlich in den Raumverhältnissen.

Wenn aus den Vergrünungserscheinungen mit einiger Wahrscheinlichkeit ein Schluß auf den primitiveren Blütentypus sich ziehen ließe, aus dem die wohl bedeutend reduzierte Blüte der Salicaceen hervorgegangen ist, so wäre damit ein sehr erwünschter Anhaltspunkt für die bis jetzt ganz unsichere Stellung der Salicaceen im System gegeben. Aber die Annahme des Rekonstruktionsversuchs von Velenovský wäre bei der Variabilität der abnormen Bildungen reine Willkür. Eher könnte sogar die von Velenovský beobachtete Erscheinung als Spezialfall desjenigen Umbildungsmodus betrachtet werden, bei dem aus den Nektarien Sprosse hervorgehen. Der Vegetationspunkt dieser Sprosse wäre dann zur Bildung der beiden von Velenovský als Vorblattpaar gedeuteten Blätter aufgebraucht worden, wie der Vegetationspunkt der männlichen Blüte von Salix zwischen den Staubblättern nicht zu finden ist. Aber diese Deutung erscheint dem Verfasser um nichts weniger gekünstelt als die von Velenovský. Die unbefangene Betrachtung der Tatsachen, ohne schematisierende Konstruktionen im Sinne der formalen Morphologie, läßt nur das eine erkennen, daß an den Stellen, wo in der gesunden Blüte Nektar absondernde Drüsen erscheinen, die infolge eines abnormen Reizes ungewöhnlich reichlich zusammenströmenden Baustoffe in wechselnder Weise Verwendung finden. Im einfachsten Fall wird die Drüse nur vergrößert, aber gewöhnlich nicht als ungegliederter Körper, sondern unregelmäßig zerschlitzt (Fig. 1, 6); bei den in Fig. 6 unten dargestellten Fällen läßt sich die Vermutung kaum abweisen, daß die Art der Entwicklung unmittelbar durch die Raumverhältnisse bedingt ist; eine Ausdehnung in medianer Richtung ist zwischen der Braktee und den enganliegenden Staubblättern ohne bedeutende Arbeitsleistung nicht möglich, während der seitlichen Verbreiterung kaum ein Widerstand entgegensteht. Wo noch größere Mengen von Baumaterial verfügbar sind, können die Teilstücke der Drüse blattartig auswachsen, oder es bildet sich gar ein Vegetationspunkt, der mehrere Blätter an einer kurzen Achse produziert. In extremen Fällen treten außerdem noch Neubildungen von derselben Inkonstanz der morphologischen Dignität auch an Stellen auf, wo in der normalen Blüte Organanlagen ganz fehlen.

Die Differenzen in der Art der Verbildung sind wohl hauptsächlich darauf zurückzuführen, daß zur Zeit der Infektion bezw. der Reizübermittlung die betroffenen Infloreszenzen in verschiedenen Entwicklungsphasen sich befanden. Wenn die Reizung in einem Stadium erfolgt,

in dem die Organe der einzelnen Blüte noch nicht angelegt sind, so dürfte der Blütenvegetationspunkt zu einem Laubsproß mit zerstreuter Blattstellung auswachsen. Bei höherer Intensität des Anstoßes kann das ganze Feld in der Achsel der Braktee meristematisch werden und Beisprosse des Hauptachselsprosses ohne Regelmäßigkeit produzieren. Es mag auch sein, daß manchmal Gruppen von Sprossen, die als unabhängige Neubildungen erscheinen, in Wirklichkeit Verzweigungssysteme darstellen. Sind die Blütenorgane am Vegetationspunkt schon ausgegliedert, wenn der Reiz die Blüte trifft, dann kann eine vollständige Auslöschung des Blütencharakters nicht mehr eintreten. Die Sporophylle vergrünen höchstens, an Stelle der Nektarien entstehen Blätter oder Sprosse, und im freien Blütengrund treten gelegentlich, wahrscheinlich wenn der Reiz sehr stark ist, noch überzählige Sporophylle oder Laubblätter oder auch Sproßanlagen auf. Von einem Durchwachsen der Blütenachse kann man mit Sicherheit nur bei der weiblichen Blüte reden, weil hier der Ort des Vegetationspunktes im Inneren der Fruchtknotenhöhle wohl bestimmt ist. Bei der männlichen Blüte stellt von den zahlreichen Sprossen, wie sie von Salix incana beschrieben worden sind, vielleicht kein einziger die Fortsetzung der Blütenachse dar, weil nach der Angabe von Hegelmaier der Vegetationspunkt in der Bildung der beiden (terminalen) Staubblätter ganz aufgeht. Die Wahrnehmung, daß die Drüsen oft viel stärker verändert sind als die Sporophylle derselben Blüte, verträgt sich gut mit der Entwicklungsgeschichte, der zufolge die Anlegung der Nektarien zeitlich ziemlich weit hinter die Entstehung der Staubblätter bezw. der Karpelle fällt.

Erklärung der Figuren.

1—6 Salix alba, männlich; 1, 2, 3, 5 12mal, 4 16mal, 6 36mal vergrößert. 1. Blüte von hinten, Nektarium gespalten. 2. Blüte von hinten, an Stelle des Nektariums ein Sproß mit zwei großen und einigen viel kleineren Blättern. 3. Ebenso, nur der aus dem hinteren Nektarium hervorgegangene Sproß stärker entwickelt. 4. Querschnitt durch die in Fig. 3 dargestellte Blüte; das vordere Nektarium, zwischen der Braktee und den Staubblättern, in drei Teile gespalten. 5. Blüte von hinten, die Staubblätter verlaubt, an Stelle des Nektariums zwei grüne Blättchen. 6. Verschiedene Formen des vorderen Nektariums, sämtlich in medianer Richtung sehr flach.

7—9 Salix rubra, weiblich, $1^1/_2$mal vergrößert. 7. Blüte von der Seite, Fruchtknoten stark vergrößert, an Stelle des Nektariums ein Sproß. 8. Eine ähnliche Blüte von hinten. 9. Blüte von hinten; Fruchtknoten spathaförmig aufgeschlitzt, von dem in seinem Grund entstandenen Sproß ein Blatt sichtbar; das erste Blatt des aus dem Nektarium hervorgegangenen Sprosses sehr groß, laubig.

Druck von Ant. Kämpfe in Jena.

Über die Bedeutung des Palisadenparenchyms für die Transpiration der Blätter.

Von F. W. C. Areschoug.

Bei den Versuchen, die Einwirkung eines bestimmten äußeren Momentes auf die Organisation eines Zellgewebes zu erforschen und den Einfluß, den die veränderte Organisation auf die Leistungsfähigkeit des betreffenden Gewebes in einer bestimmten Hinsicht ausübt, festzustellen, hat man sich gewöhnlich der vergleichend-anatomischen Methode bedient. Man verglich also die innere Organisation solcher Pflanzen, die sich unter der Einwirkung eines äußeren, stark vorherrschenden Momentes entwickelt hatten, mit der entsprechenden Organisation bei Pflanzen, die unter solchen Verhältnissen gelebt hatten, daß das nämliche Moment sich nur in geringem Grade geltend machen konnte. Wenn es sich herausstellte, daß die Veränderung im Bau eines Zellgewebes, die dabei konstatiert wurde, von solcher Beschaffenheit war, daß sie voraussichtlich eine Funktion des betreffenden Zellgewebes oder eines anderen in demselben Pflanzenteile vorhandenen Gewebes verstärken oder schwächen würde, und wenn diese Vermutung auch in festgestellten physiologischen Tatsachen ihre Stütze findet, so darf auch mit einem hohen Grade von Wahrscheinlichkeit angenommen werden, daß die vorhandene Verschiedenheit in der Organisation infolge einer Reaktion der Pflanze entstanden ist, wodurch sie sich gegen die Unzuträglichkeiten, welche das betreffende äußere Moment je nach seiner größeren oder geringeren Intensität hat verursachen können, zu schützen sucht.

Vergleicht man z. B. Pflanzen, welche auf trockenen und dem Sonnenlichte stark exponierten Stellen wachsen, die sogenannten Xerophyten, mit solchen Pflanzen, welche auf schattigen, feuchten Lokalitäten wachsen, so wird man finden, daß die Blätter der ersteren sich durch ein besonders mächtiges Palisadenparenchym auszeichnen, deren Zellen sehr dicht vereinigt und meistens in mehreren Reihen angeordnet sind. In gewissen Fällen ist das Mesophyll ganz und gar in ein Palisadenparenchym verwandelt worden. In den Blättern der letzteren ist dagegen dies Gewebe niedriger und seine Zellen sind mehr oder weniger von

Interzellularen getrennt, ja bei typischen Schattenpflanzen, wie z. B. bei manchen Farnen, kann das ganze Mesophyll aus Schwammparenchym bestehen. Wenn das Palisadengewebe sehr stark entwickelt ist, fehlen in der Regel Spaltöffnungen an der Oberseite, sind aber dort an solchen Blättern vorhanden, deren Palisadenparenchym lockerer und weniger mächtig ist.

Es ist heute eine wohlbekannte Tatsache, daß eine starke Insolation eine kräftigere Ausbildung des betreffenden Gewebes veranlaßt. Trotzdem habe ich geglaubt, zu der Annahme berechtigt zu sein, daß die mächtige Ausbildung des Palisadenparenchyms nicht so sehr eine lebhaftere Assimilation bezweckt, sondern viel mehr darauf abzielt, die stomatäre Transpiration herabzusetzen, eine Ansicht, die von mir schon vor 27 Jahren ausgesprochen wurde[1]. Die Verhältnisse, unter welchen die mit solchen Blättern ausgerüsteten Pflanzen leben, sind nämlich derartig, daß Sparsamkeit beim Wasserkonsum zu einer notwendigen Lebensbedingung wird. Denn einerseits ist die disponible Wasserquantität sehr begrenzt, während andererseits die stärkere Insolation eine lebhafte Wasserverdunstung bewirken würde, wenn nicht organische Anordnungen vorhanden wären, welche diesen Prozeß herabsetzen könnten. Und von solchen Anordnungen ist ein mächtiges und aus dicht zusammenstehenden Zellen gebildetes Palisadenparenchym wahrscheinlich eine von den am meisten effektiven, und zwar nicht nur aus dem Grunde, daß ein solches Palisadengewebe an sich durchaus untauglich als Organ für die Transpiration ist, sondern auch deshalb, weil es das von der oberen Seite des Blattes zu dem transpirierenden Gewebe oder dem Schwammparenchym eindringende Licht abschwächt. Das Palisadenparenchym bildet in dieser Weise, wenn ich so sagen darf, einen grünen Schirm, den das Licht auf seinem Wege nach dem Schwammparenchym passieren muß, wobei es erheblich geschwächt wird. Eine ähnliche Überlegung hat auch Haberlandt geleitet[2], wenn er, allerdings in einem anderen Zusammenhange und zwar mit Rücksicht auf die Frage nach der Fähigkeit der Blätter, das Licht auszunutzen, von der Auffassung ausgeht, daß die Lichtstrahlen, besonders wenn sie assimilatorische Gewebe passieren, durch Reflexion, Brechung und Absorption in hohem Grade ihre Kraft einbüßen. Es ist einleuchtend, daß die Fähigkeit der Licht-

---

1) Jämförande Unders. öfver Bladets Anatomi, kgl. Fysiografiska Sällskapets Minnesskrift, pag. 215, Lund 1878.

2) Die Perzeption des Lichtreizes durch das Laubblatt. Ber. der Deutsch. Botan. Gesellsch. 1904, pag. 112.

strahlen, die Transpiration des Schwammparenchyms zu beschleunigen, gleichzeitig vermindert werden muß.

Dies Vermögen des Palisadenparenchyms, die Transpiration herabzusetzen, macht sich um so mehr geltend, je nachdem die äußeren Verhältnisse eine derartige Beschränkung wünschenswert machen. Es leuchtet ein, daß in der Natur eine unzählige Menge von Übergängen vorhanden ist zwischen diesen Fällen und solchen, wo organische Anordnungen zum Zweck der Beschleunigung der Transpiration zur Verwendung gelangen, wie auch, daß es zahlreiche Übergänge gibt zwischen Blättern, deren Mesophyll ganz und gar in ein Palisadenparenchym verwandelt ist, oder wo dies Gewebe sehr stark entwickelt ist, und solchen Blättern, deren Mesophyll mehr oder weniger vollständig aus Schwammparenchym besteht. Zur selben Zeit, wo das Palisadenparenchym lakunöser wird, in welchem Falle Spaltöffnungen in der Regel auch auf der oberen Blattfläche auftreten, wird es auch diesem Gewebe ermöglicht, sich direkt an der Wasserabdunstung zu beteiligen, und die von der oberen Blattfläche auffallenden Lichtstrahlen können auch mit einigermaßen ungeschwächter Energie durch die Lufträume eindringen und Transpiration bewirken. Ja, es gibt sogar Fälle, wo die Wasserverdunstung ausschließlich vom Palisadengewebe besorgt wird, wie z. B. in den sogenannten dorsalen Blättern[3]) und in den Schwimmblättern der Nymphaeaceen, deren Schwammparenchym ausschließlich als Schwimmgewebe funktioniert (s. S. 33).

Mit dem, was soeben angeführt wurde, habe ich keineswegs behaupten wollen, daß das Palisadenparenchym das einzige Mittel sei, wodurch die Pflanze die Transpiration regulieren kann. Für diesen Zweck stehen der Pflanze manche andere Einrichtungen zur Verfügung, die entweder jede für sich oder mit anderen zusammen imstande sind, die Wasserabdunstung zu regulieren, wie ich schon sowohl in meiner oben angeführten Arbeit wie in verschiedenen Abhandlungen und Aufsätzen jüngeren Datums nachzuweisen gesucht habe. Es ist sogar, wie ich daselbst hervorgehoben haben, keineswegs selten, in den Blättern einer und derselben Pflanze Einrichtungen zu finden, die einen gerade entgegengesetzten Einfluß auf die Transpiration ausüben. Ich habe geglaubt, diese, wenn ich so sagen darf, Inkonsequenz in der Konstruktion des Blattes auf die Weise erklären zu können, daß, wenn eine Pflanze unter äußere Bedingungen versetzt wird, die von denjenigen, welcher

3) Undersökningar öfver de tropiska växternas bladbyggnad, s. 7, i Kungl. Svenska Vetenskapsakademicus Handlingar, Bd. XXXIX, No. 2.

sie bis jetzt angepaßt war, abweichen, so sucht sie sich den neuen Verhältnissen zu akkommodieren, und zwar durch solche Auswege, die mit ihren Bildungsanlagen am meisten übereinstimmen und dabei mit möglichst geringem Aufwand von Energie und Baustoff realisiert werden können.

Auf der anderen Seite muß es zugegeben werden, daß die vergleichend-anatomische Untersuchungsmethode nicht zu einem vom Standpunkte des Naturforschers völlig sicheren Resultate führen kann, auch wenn dies noch so wahrscheinlich dünken mag. Versuche, auf experimentalphysiologischem Wege eine Antwort auf die nämliche Frage zu bekommen, sind auch angestellt worden und scheinen, wenigstens teilweise, in bezug auf die in oben angeführten Fällen angenommene transpirationshemmende Einwirkung des Palisadenparenchyms zu entgegengesetzten Resultaten geführt zu haben. Es scheint mir aber, als wären auf diesem Wege in noch geringerem Grade völlig zuverlässige Resultate zu erreichen. Allerdings läßt es sich durch Benutzung dieser Methode mit ziemlich großer Genauigkeit bestimmen, inwiefern unter den nämlichen äußeren Verhältnissen diese Pflanze mehr resp. weniger transpiriert als jene, allein es dürfte kaum zu entscheiden sein, ob dieser oder jener Faktor den wirksameren Einfluß auf die Wasserverdunstung ausgeübt hat. Es ist nämlich nicht möglich, sämtliche verschiedene Faktoren, die diesen Prozeß beeinflussen, auseinander zu halten, auch wenn man mit isolierten Blättern experimentiert, wobei dieselben Schwierigkeiten, wenn auch in geringerem Grade, vorhanden sind, wozu kommt, daß solche Blätter unter wesentlich anderen Verhältnissen arbeiten als diejenigen, welche sich in organischer Verbindung mit der Pflanze befinden.

Um derartige Fragen zu erforschen, hat in jüngster Zeit Hesselman[4]) in einer sehr verdienstvollen Arbeit einen bis dahin so gut wie völlig ungebahnten Weg eingeschlagen, indem er sozusagen das Laboratorium ins Freie versetzt und seine Untersuchungen an ganzen Pflanzen und nicht an abgeschnittenen Pflanzenteilen angestellt hat und zwar unter denselben äußeren Verhältnissen, welche die Pflanzen vorher gewöhnt waren. Dabei hat der Verfasser auch seine Aufmerksamkeit auf die Transpiration gerichtet und aus seinen Untersuchungen den Schluß ziehen zu können geglaubt, daß das Palisadenparenchym keinen hemmenden Einfluß auf diesen Prozeß ausübt. Beim Ausführen der betreffenden Versuche hat der Verfasser, wie es scheint, alle nötigen Vorsichtsmaßregeln eingehalten und, so weit möglich, alle Fehlerquellen zu ver-

4) Zur Kenntnis des Pflanzenlebens schwedischer Laubwiesen, in Beihefte zum Botanischen Zentralblatt, Jahrg. 1904.

meiden gesucht. Der Verfasser hat konform seiner gestellen Aufgabe ausschließlich mit auf Laubwiesen vorkommenden Pflanzen experimentiert, also mit sogenannten Mesophyten, welche genügende Wasserzufuhr haben und darum auch bei einer intensiven Transpiration es nicht nötig haben, durch eine herabgesetzte Transpiration den Wasserkonsum zu vermindern. Unter den zahlreichen, vom Verfasser angeführen Transpirationsserien dürfte besonders die erste (S. 429) Aufmerksamkeit verdienen. Als Versuchspflanzen wurden in dieser Serie fünf Arten benutzt, und von diesen waren zwei, und zwar Spiraea Ulmaria und Veronica Chamaedrys, mit einem wohlausgebildeten Palisadenparenchym versehen, allein bei den drei übrigen, Actaea spicata, Trientalis europaea und Majanthemum bifolium, war das ganze Mesophyll mehr oder weniger schwammähnlich. Es wurde sowohl mit Sonnen- wie mit Schattenformen von sämtlichen Arten experimentiert, mit Ausnahme von Actaea spicata, von welcher nur die Sonnenform geprüft wurde. Während der Versuche waren die Sonnenpflanzen an einer insolierten, die Schattenformen an einer beschatteten Stelle plaziert (S. 414). Durch Wägung der Versuchspflanzen zusammen mit den Töpfen, in denen sie kultiviert wurden, wurde für jeden Tag, wo die Versuche vonstatten gingen, die Gewichtsabnahme jedes Topfes festgestellt, und die dabei beobachtete Gewichtsverminderung auf Rechnung des durch die Transpiration verursachten Wasserverlustes geschrieben. Es stellte sich heraus, daß der Wasserverlust, auf 10 qcm der Blattfläche berechnet, bei den Sonnenformen sämtlicher Versuchspflanzen erheblich reichlicher war und zwar am größten bei denjenigen Pflanzen, deren Blätter ein scharf differenziertes Palisadenparenchym besaßen. Aus diesem Befunde zieht nun der Verfasser den Schluß, daß das Palisadengewebe keinen modifizierenden Einfluß auf die Transpiration der Blätter ausübt.

Obgleich der Verfasser nicht die Tatsache berücksichtigt hat, daß in der Pflanze gleichzeitig mit der Transpiration sich auch andere Prozesse abspielen, welche zur Vermehrung resp. Verminderung des Gewichts der Pflanze beitragen, so wollen wir doch gern annehmen, daß diese Ausschläge der Versuchsserien in der Hauptsache richtig sind, und daß die Gewichtsabnahme wesentlich auf der Transpiration beruht. Allein die größere oder geringere Ausgiebigkeit der Transpiration beruht nicht ausschließlich auf dem Vorhandensein resp. Fehlen des Palisadengewebes oder auf der größeren oder geringeren Mächtigkeit dieses Gewebes im Blatte, sondern wird auch und zu gleicher Zeit sowohl von äußeren Faktoren wie von manchen anderen Organisationsverhältnissen in der Pflanze selbst reguliert. So kann, um einige Beispiele heranzuziehen.

die Wasserverdunstung auch in krautartigen Stengeln stattfinden, wozu kommt, daß die größere oder geringere Ausgiebigkeit der Transpiration ganz wesentlich von der kräftigeren resp. schwächeren Entwicklung des wasserabsorbierenden und des wasserleitenden Systems bedingt wird. Außerdem wird diese Funktion noch von Anzahl, Lage und Bau der Spaltöffnungen wie auch durch den Bau des Schwammparenchyms beeinflußt. Mit Rücksicht auf das letztere oder das im engeren Sinne transpirierende Gewebe wird augenscheinlich die Transpiration im hohen Grade erleichtert, wenn dies Gewebe reich an großen Interzellularen ist, wodurch ein größerer Teil der Fläche jeder Zelle in Kontakt mit der atmosphärischen Luft kommt, wie auch die Zellen dieses Gewebes ihre größte Ausdehnung in einer zu den beiden Blattflächen parallelen Richtung besitzen, wodurch ein größerer Teil des Inhaltes jeder Zelle der Einwirkung des einfallenden Lichtes ausgesetzt wird. Dieser Bau des Schwammparenchyms tritt indessen ganz deutlich nur an Flächenschnitten hervor. Allerdings hat der Verfasser diese Verhältnisse nicht ganz übersehen, allein er hat doch, wenn es sich um das Fazit der betreffenden Versuche handelt, ausschließlich das Vorhandensein oder das Fehlen des Palisadenparenchyms berücksichtigt.

Die Versuchspflanzen, bei denen die Transpiration am schwächsten gefunden wurde, waren solche, die auf Grund der Organisation der Blätter als Schattenpflanzen aufgefaßt werden müssen, wenn sie auch das Sonnenlicht ertragen können, ohne daß die Blätter irgend welcher merkbaren organischen Veränderung untergehen. Das Fehlen eines gut ausgebildeten Palisadenparenchyms beruht auf dem schwachen diffusen Lichte, das gerade infolge des Fehlens eines solchen Gewebes in das Schwammparenchym einzudringen und dort eine, wenn auch schwache, Transpiration einzuleiten vermag. Die Schattenpflanzen haben aber zur selben Zeit und wahrscheinlich infolge der durch die schwache Beleuchtung herabgesetzten Transpiration ein schwach ausgebildetes Wurzelsystem und absorbieren infolgedessen eine geringere Quantität Wasser. Und es dürfte wohl für mehr als wahrscheinlich gehalten werden können, daß eine geringere Wasserzufuhr eine verminderte Transpiration veranlaßt, worin die Ursache der auch bei Insolation schwachen Transpiration der Schattenpflanzen wahrscheinlich zu suchen ist. Es ist außerdem nicht unwahrscheinlich, daß Spaltöffnungen an Schattenpflanzen, welche dem direkten Sonnenlichte ausgesetzt werden, unter diesen Umständen mehr oder weniger geschlossen bleiben, wodurch selbstverständlich die Transpiration weniger lebhaft wird. Sollten die von Brown

und Escombe[5]) gemachten Untersuchungen bestätigt werden, daß nämlich im diffusen Lichte mehr Energie für die Assimilation als für die Transpiration verwendet wird, während im direkten Lichte weit mehr Energie für diesen als für jenen Prozeß verbraucht wird, was auch allem Anscheine nach von Arno Müller[6]) bestätigt worden ist, indem er gefunden, daß die Schattenblätter im diffusen Lichte mehr als das Doppelte wie die Sonnenblätter und im direkten Lichte nur um ein geringes weniger wie die letzteren assimilieren, so hätten wir hierin noch einen Grund, warum die Schattenblätter, obschon sie ein Palisadenparenchym entbehren, doch weit weniger effektive Transpirationsorgane sind als die mit einem solchen Gewebe versehenen Sonnenblätter. In erster Linie dürfte indessen das schwache Licht die Ursache der relativ schwachen Transpiration sein und damit diese doch genügend werde, muß das Licht möglichst unbehindert in das transpiratorisehe Gewebe eindringen können, was wiederum dadurch ermöglicht wird, daß das Licht nicht genügend intensiv ist, um die Entwicklung eines Palisadenparenchyms zu veranlassen. Hier wie in so vielen anderen Fällen sehen wir also, wie ein auf die vitale Tätigkeit der Pflanze schädlich wirkendes Moment irgend eine Veränderung in der Organisation der Pflanze veranlaßt, welche den aus diesem Momente sonst entstehenden Unzuträglichkeiten entgegenwirkt.

Wenn es dagegen nachgewiesen werden könnte, daß bei sonst gleicher Organisation und unter gleichen äußeren Verhältnissen die Schattenblätter, falls ihre oberste Mesophyllschicht durch ein Palisadenparenchym ersetzt wäre, ebensoviel wie die typischen Schattenblätter derselben Pflanze transpirierten, dann könnte man mit guten Gründen behaupten, daß das Palisadenparenchym nicht imstande ist, eine Erniedrigung des betreffenden Prozesses zu bewirken.

Aus denselben Transpirationsversuchen hat es sich des weiteren herausgestellt, daß Blätter, die mit einem gut differenzierten Palisadenparenchym erheblich mehr transpirieren als solche Blätter, bei denen dies Gewebe fehlt. Vor allem hat sich dies in bezug auf Spiraea Ulmaria gezeigt. Hierbei ist doch zu berücksichtigen, daß die Transpiration bei dieser Pflanze, obgleich das Palisadenparenchym sehr mächtig ist, besonders

---

5) Brown and Escombe, Address to the chemical section of the British Association for the Advancement of science. Dover 1899; mir nur bekannt durch einen Vortrag von Wiesner (Die Entwicklung der Pflanzenphysiologie in Österreich. Bot. Zeitschr. 1905, No. 4) und das Ref. von Jost in Bot. Zeitschr. 1904, No. 5.

6) Arno Müller, Die Assimilationsgröße bei Zucker- und Stärkeblättern, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XL, p. 443.

lebhaft sein muß, weil diese Pflanze infolge ihres hohen Wuchses kaum mit irgend einer anderen krautartigen Pflanze um das Licht zu konkurrieren braucht und durch ihr kräftiges Wurzelsystem viel Wasser zu absorbieren imstande sein muß. Außerdem ist die Möglichkeit keineswegs ausgeschlosen, daß diese Pflanze durch allerlei andere Organisationsveränderungen befähigt wird, eine lebhafte Transpiration zu erzeugen. Gewiß würde die Transpiration noch lebhafter sein, wenn das ganze Mesophyll ein Schwammparenchym gewesen wäre, die sonstige Organisation wie die äußeren Verhältnitse dabei aber unverändert.

Die von diesem Verfasser angestellten Transpirationsversuche liefern also an und für sich keine Widerlegung der, soviel ich weiß, erst von mir dargelegten und von vielen Verfassern als richtig angenommenen Auffassung, daß das Palisadenparenchym je nachdem dies Gewebe stark entwickelt ist und aus dicht vereinigten Zellen besteht, wie es besonders bei den Xerophyten der Fall ist, die Transpiration mehr oder weniger herabzusetzen vermag.

Über Knospenbildung an Farnblättern.

Von **Walter Kupper.**

(Mit 47 Figuren.)

Die Knospenbildung an Farnen ist ein seit Jahrzehnten vielfach behandeltes Gebiet. Die älteren Autoren (Kunze, Braun, Hofmeister, beschäftigten sich zunächst hauptsächlich mit den Ausläufern einiger Nephrolepis-Arten und von Struthiopteris germanica, die aus Knospen an oder neben den Blattbasen entstehen, und dann mit den Seitenknospen der Farne überhaupt (Hofmeister, Karsten, Stenzel, Mettenius). Als solche wurden die an Sprossen und Blattbasen auftretenden Knospen bezeichnet im Gegensatz zu den durch Gabelung zustande gekommenen Verzweigungen. Hofmeister rechnete allerdings die auf den Blattbasen stehenden Knospen nicht zu den Seitenknospen, sondern faßte sie als Adventivknospen auf; aber Karsten, Stenzel und Mettenius wiesen nach, daß dieselben als Gabeläste oder als Seitenknospen am Grunde der Blattstiele vom Stamm ihren Ursprung nehmen und nur mit jenen eine kürzere oder längere Strecke emporwachsen, so daß sie nachher wie Adventivknospen am Blattstiel aussehen. Während Stenzel diejenigen von Aspidium filix mas und Aspidium aculeatum var. vulgare Döll. noch als wirklich blattstielständige Knospen gelten ließ, machte Mettenius keinen Unterschied zwischen diesen und den andern Fällen und deutete nur noch diejenigen Knospen als adventive, welche ebenso unabhängig von den Blattbasen wie die durch Dichotomie entstandenen Sprosse, als Neubildung unter dem Vegetationspunkt der Hauptachse entstehen.

Durch Heinrichers Untersuchungen wurde dann die Entwicklungsgeschichte der Knospen auf der Blattspreite von Asplenium bulbiferum Forst. und einigen andern Farnen bekannt.

Lachmann beobachtete die Umwandlung von Wurzeln in Sprosse bei Asplenium esculentum Kr. Rostowzew führte den genaueren Nachweis dieser Umwandlung für den genannten Farn und für einige Platycerium-Arten (Platycerium Willinkii, alicorne Desv., Stemmaria Desv., Hilli Moore), und ergründete auch die Art der Entstehung der seitlichen Knospen an den Wurzeln von Ophioglossum vulgatum L.

Die Knospen von Cystopteris bulbifera, die in biologischer Hinsicht von Interesse sind und schon von Matouschek beschrieben waren, wurden ebenfalls von Rostowzew von den jüngsten Stadien ihrer Entwicklung an verfolgt, und Sadebeck schilderte endlich die auffallend geformten, rhizomartigen Knospen an den Wedeln von Phegopteris sparsiflora Hk.

So hatte sich im Lauf der Jahre eine ansehnliche Literatur über die Knospenbildung an Farnen angesammelt, und es waren eine Anzahl sehr interessanter Verhältnisse bekannt geworden. Besonders die Fälle mit ausgesprochenen Anpassungen an besondere Lebensbedingungen fesselten die Aufmerksamkeit.

Sonderbarerweise waren aber einige der merkwürdigsten Formen der Knospenbildung an Farnblättern bis vor kurzem ganz unbeachtet geblieben, nämlich die Entstehung von Knospen an der Spitze von Farnblättern unter gleichzeitiger Verlängerung der Rhachis über die Fiedern hinaus und das Vorkommen von fiederlosen knospenden Ausläuferblättern.

Goebel[47]) zeigte an Adiantum Edgeworthii Hk., daß die Stammscheitelzelle der Knospen dieses Farnes direkt aus der Scheitelzelle des Mutterblattes hervorgeht, so daß man hier von der Umwandlung eines Blattes in einen Sproß sprechen könnte. Auch die Ausläuferblätter wurden von Goebel[49]) zuerst als solche erkannt und für Asplenium obtusilobum Hk. und Asplenium Mannii Hk. nachgewiesen.

Zweck der vorliegenden Arbeit war es, die Entwicklung der Spitzenknospen an Adiantum Edgeworthii weiter zu verfolgen, einige andere Fälle der Knospenbildung an Blattspitzen zu untersuchen und hauptsächlich auch klarzulegen, wie die Anlage der Knospen an den Blattausläufern vor sich geht.

Im Anschluß an diese Untersuchungen suchte ich dann an Hand des im Münchner Kryptogamenherbar vorhandenen Materials und der Literatur einen Überblick über die Verbreitung der Knospenbildung an Farnblättern überhaupt zu gewinnen, und das meiner Arbeit beigegebene Verzeichnis der aufgefundenen Fälle ist vielleicht geeignet, eine vorläufige Orientierung zu ermöglichen, bis wir durch weitere Bearbeitung eines umfassenderen Materials ein klares Bild gewinnen können.

Die Anregung zu diesen Untersuchungen empfing ich von meinem hochverehrten Lehrer Herrn Professor Goebel, unter dessen Leitung die Arbeit im pflanzenphysiologischen Institut zu München von Februar 1904 bis Februar 1906 ausgeführt wurde.

Für das reiche Material, das mir Herr Professor Goebel aus den Gewächshäusern des Gartens, sowie aus dem Herbar zur Verfügung stellte, und ganz besonders für das nie ermüdende Interesse, das er meinen Bestrebungen entgegenbrachte, und die immer aufs neue anregenden Ratschläge sage ich ihm meinen aufrichtigen, herzlichen Dank.

Adiantum Edgeworthii Hook.

Die Knospen dieses zierlichen asiatischen Farns, der als Epiphyt an beschatteten Baumstämmen wächst, entstehen am Ende einer peitschenförmigen, fiederlosen Verlängerung der Blattrhachis, die weit überhängt und die Adventivknospe auf der Unterlage absetzt. Diese merkwürdige Erscheinung, die bei einer ganzen Anzahl von Adiantumarten in gleicher Weise auftritt, konnte natürlich der Aufmerksamkeit der Botaniker nicht entgehen. Schon Hooker[2]) nannte alle mir bekannt gewordenen Fälle bis auf Adiantum capillus junonis Rupr. und das erst später gefundene Ad. Schweinfurthii Kuhn. und faßte sie zu einer besonderen Gruppe zusammen. Auch in der Synopsis filicum von Hooker und Baker finden wir diese „radicantes-group“ unter der Überschrift: „the rhachis often elongated and taking root at the apex“. Die Bildung der Wurzeln ist also hier besonders hervorgehoben, während das Wichtigere, die Anlage von Knospen, nicht erwähnt wird und wohl oft übersehen wurde. Allerdings fallen ja an jungen Stadien die Wurzeln besonders auf, da sie von der jungen Pflanze zuerst gebraucht werden und darum den andern Organen in der Entwicklung vorauseilen. Aber es bleibt trotzdem bezeichnend und beweist den Mangel an biologischem Interesse bei den älteren Systematikern, daß die leicht erkennbaren Tatsachen in dieser Weise ungenau zum Ausdruck gebracht wurden.

Die Entstehung der Knospen wurde erst durch Goebel[47]) untersucht. Er suchte festzustellen, ob sie wirklich an der Spitze des Blattes sich bilden oder nur in deren unmittelbarer Nähe, und gelangte zu dem Resultate, daß der Sproßscheitel der Knospe direkt aus der Scheitelzelle des Blattes entsteht, so daß hier die Knospe als terminale Neubildung auftritt.

Ich hatte also für diesen Fall nur die Aufgabe, eine Nachuntersuchung vorzunehmen und wenn möglich die Entwicklung weiter zu verfolgen. Es kann gleich hier schon angeführt werden, daß meine Resultate mit denen Goebels in allen Punkten übereinstimmen.

Das Blatt von Ad. Edgeworthii wächst mit einer zweischneidigen Scheitelzelle, die von zwei gewölbten Seitenflächen gegen die letzten

Segmente abgegrenzt ist und eine ebenfalls gewölbte zweispitzige Außenfläche besitzt, der wir im folgenden hauptsächlich unser Augenmerk zuwenden müssen, da sich die Teilungsvorgänge in der Scheitelzelle an ihr besonders leicht erkennen lassen. Die Scheitelzelle ist, wie bei andern Farnen, so orientiert, daß die Medianebene des Blattes die Längsachse der Außenfläche in sich aufnimmt. Aus den Segmenten, die zwei regelmäßige Längsreihen bilden und deren Mittelstücke zu Randzellen werden, sprossen die Fiedern hervor. Bei einzelnen Blättern, wahrscheinlich bei den ersten jeder Vegetationsperiode, geht die Scheitel-

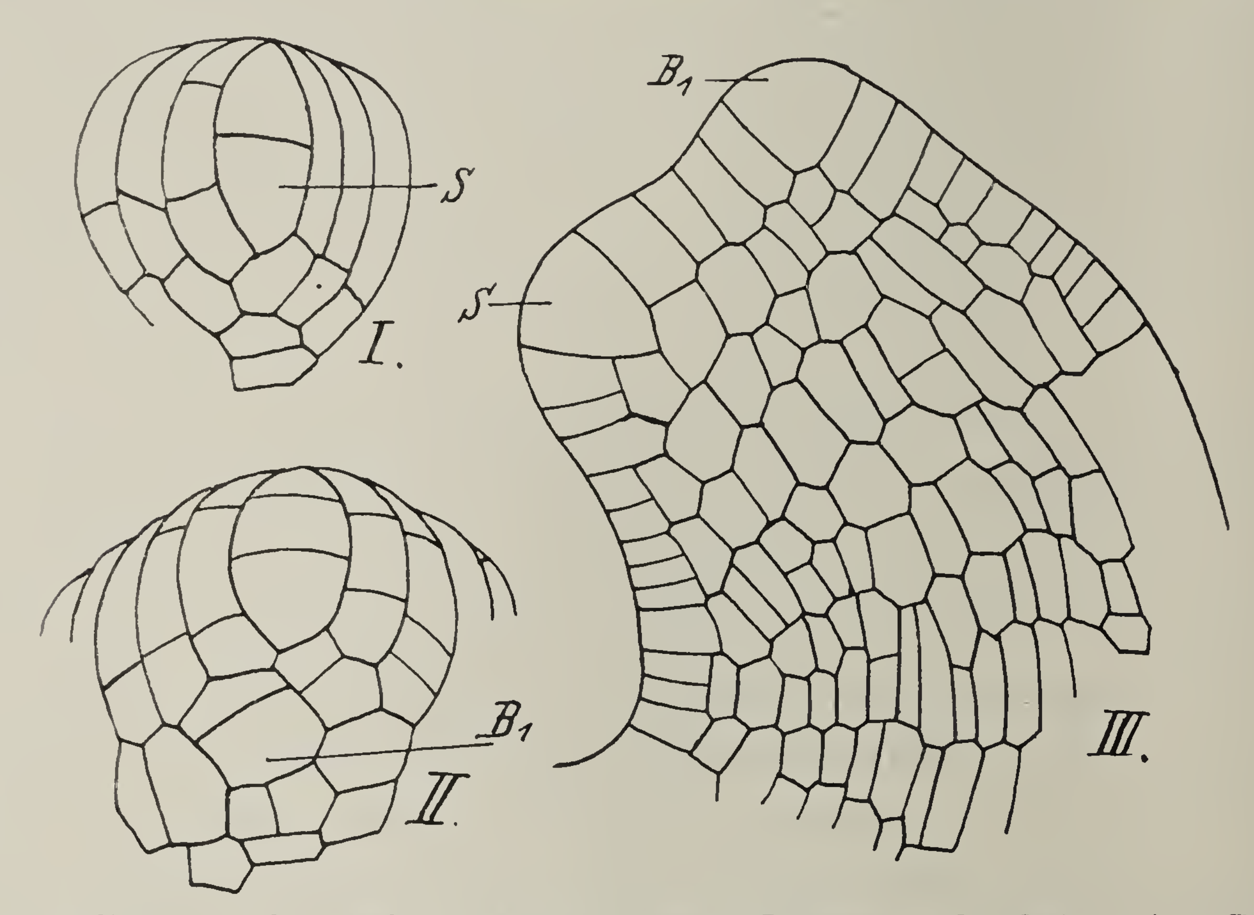


Fig. 1. Adiantum Edgeworthii: Entstehung einer Knospe an der Spitze eines Blattes. *I* Erste Teilung in der Blattscheitelzelle. *S* Sproßscheitelzelle der Knospe. *II* Blattscheitelzelle mit zwei Querwänden. B_1 Stelle, an der das erste Blatt entsteht. *III* Längsschnitt durch eine Blattspitze mit Knospenanlage. *S* Sproßscheitelzelle. B_1 erstes Blatt der Knospe.

zelle unmittelbar nach der Anlage der letzten Seitenfieder in Randwachstum über und es entsteht eine Endfieder. Bei allen andern Blättern aber erfährt sie noch einige wenige regelmäßige Teilungen Dann stellt sie ihre Tätigkeit als Blattscheitelzelle ein und es tritt in ihr eine antikline Querwand auf, die die Seitenwände und die Außenwand rechtwinklig trifft. (Fig. 1 *I* und Goebel[47]), Fig. 302.)

Damit ist bereits der erste äußerlich sichtbare Schritt zur Knospenbildung getan. Diese Teilung erfolgt außerordentlich früh, zu einer Zeit, wo das ganze Blatt samt der eingerollten Spitze nur einige Millimeter mißt, trotzdem schon alle seine Teile angelegt sind und nur noch ausgestaltet werden müssen.

Die Blattscheitelzelle ist durch die entstandene Wand in zwei annähernd gleich große Hälften zerlegt worden, die beide dreiseitig-pyramidale Gestalt haben. Eine von ihnen ist von nun ab Sproßscheitelzelle der Knospe und zwar ist es nach meinen Beobachtungen immer die obere, der Konkavseite der Rhachis zugekehrte.

Der Blattscheitel ist also direkt zum Sproßscheitel geworden. Es wurden auch verschiedene Blattscheitelzellen gefunden, in denen zwei

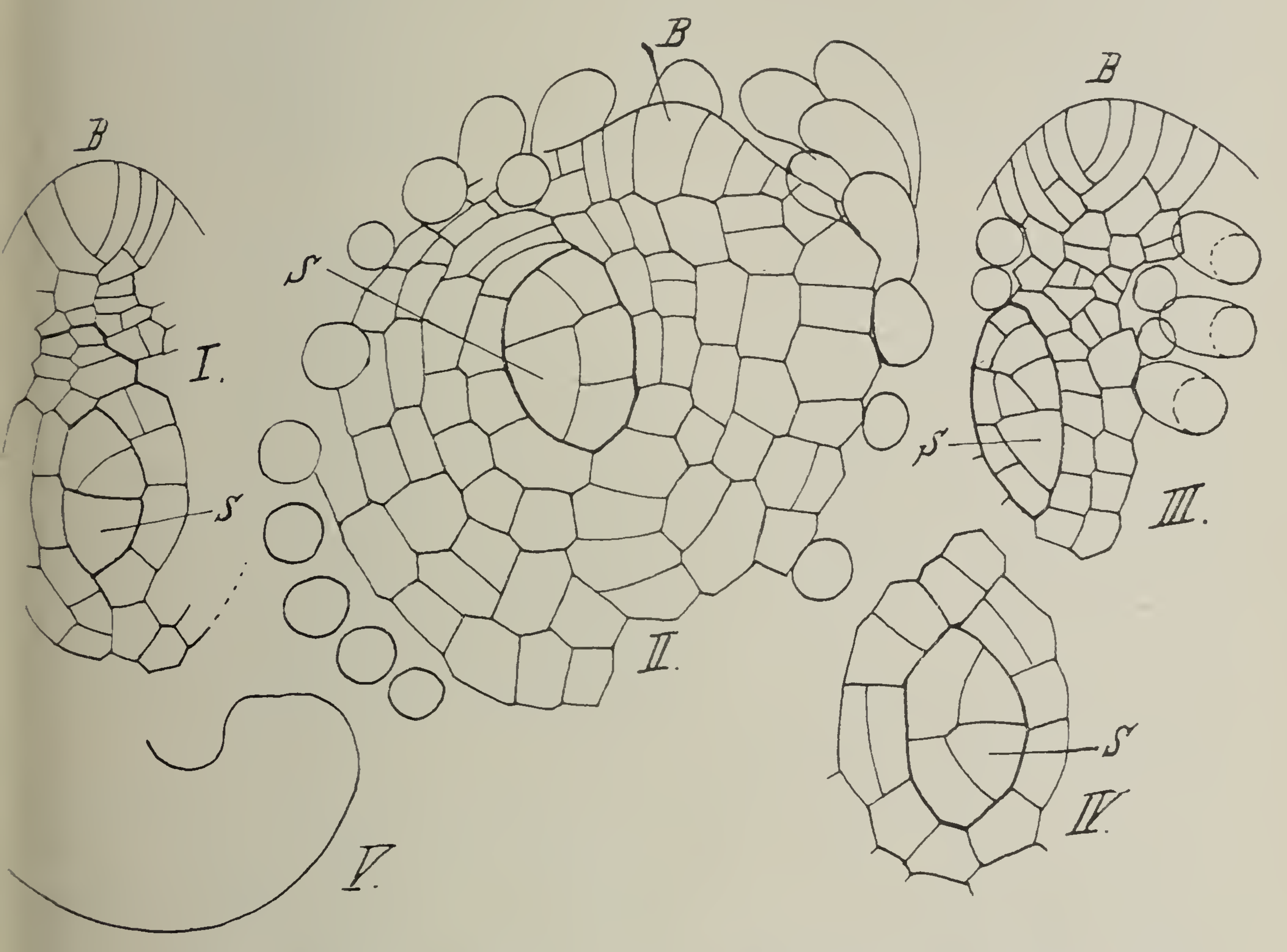


Fig. 2. Blattspitzenbürtige Knospenanlagen, zum Teil mit Anlage des ersten Blattes. *I* Adiantum Edgeworthii. *II* Ad. caudatum. *III* Ad. capillus junonis. *IV* Ad. lunulatum. *V* Seitenansicht von *II* im Umriß (schwach vergrößert). *S* Sproßscheitelzelle in der aus der Scheitelzelle des Mutterblattes entstandenen Zellgruppe (diese mit stärkeren Umrissen). *B* erste Blattanlage, unabhängig vom Stammscheitel entstanden.

Querwände vorhanden waren. Vielleicht geht hier die Sproßscheitelzelle aus dem Mittelstück hervor; wahrscheinlicher erscheint mir aber, daß auch in diesen Fällen die dreiseitige Zelle auf der Konkavseite Sproßscheitelzelle wird und die zweite Querwand nur als erste Teilung im anderen etwas größer ausgefallenen Stück der Blattscheitelzelle aufzufassen ist. Die Spitze der Rhachis fängt nun an, sich beträchlich zu verdicken, wobei besonders die Unterseite ein gesteigertes Wachstum zeigt, so daß der junge Knospenscheitel mehr und mehr auf die Oberseite der Blattspitze

verlagert wird. Auf der Konvexseite wölbt sich in der Nähe der früheren Blattscheitelzelle, deren Gestalt noch lange erkennbar bleibt, eine Gruppe von Zellen auffallend vor. Dieser kleine Zellhöcker (Fig. 1 *II*), der vom Sproßscheitel durch eine sich fortwährend vertiefende Einbuchtung getrennt ist, zeigt auf seiner höchsten Stelle bald eine ungewöhnlich große Zelle, die rasch aufeinander folgende Teilungen erfährt, durch die sie zu einer zweischneidigen Blattscheitelzelle umgestaltet wird. Dies ist die Anlage des ersteren Blattes der Knospe (Fig. 2). Dieses entsteht somit nicht etwa aus einem Segmente der neugebildeten Sproßscheitelzelle, sondern außerhalb der früheren Blattscheitelzelle aus dem meristematischen Gewebe der Spitze des Mutterblattes (Goebel[47], p. 449).

Die Entfernung der Blattanlage vom Knospenscheitel schwankt etwas. In Fig. 2 *I* können wir noch deutlich zwei Segmente am Scheitel des Mutterblattes erkennen und das junge Blatt scheint im dritten oder vierten Segment zu entspringen, während es in anderen Fällen (Fig. 1 *II*) sich näher am Vegetationspunkt der Knospe bildet. Bei Adiantum Edgeworthii baut sich also nicht die ganze Adventivknospe aus den Segmenten der Sproßscheitelzelle auf, wie es z. B. nach Heinricher[20]) bei Asplenium bulbiferum Forst. der Fall ist, sondern die ganze Spitze des Mutterblattes besteht aus embryonalen Gewebe, und der Sproßscheitel und das erste Blatt werden an ihr getrennt nebeneinander und fast gleichzeitig gebildet, ganz analog wie die ersten Organe der Keimpflanze am Embryo entstehen.

Das junge Blatt stellt sich von Anfang an in die Verlängerung des Mutterblattes, und es sieht deshalb später ganz so aus, als ob dieses ununterbrochen weiter gewachsen wäre und die Knospe sich auf seiner Oberseite gebildet hätte (Fig. 3 und Goebel[47]).

Die erste Wurzel entsteht endogen auf der Unterseite des Mutterblattes, dem Vegetationspunkte der Knospe gerade gegenüber. Die Wurzelanlage scheint gewöhnlich in der dritten Zelllage sich zu bilden und bleibt noch einige Zeit von den beiden äußersten Zelllagen bedeckt (Fig. 3).

Diese Vorgänge haben sich alle bereits abgespielt, wenn das Mutterblatt erst etwa 2 cm lang geworden ist und seine ersten Fiedern zu entfalten beginnt. Die junge Knospe liegt also immer noch im Mittelpunkt der schneckenförmigen Einrollung der Blattspindel. Sie ist hier vorzüglich gegen alle schädigenden äußeren Einflüsse geschützt, denn sie ist nicht nur von mehreren Windungen der Rhachis umschlossen, sondern zu beiden Seiten von sämtlichen Fiedern bedeckt,

die der eingerollten Blattspindel dicht anliegen und so angeordnet sind, daß jede von ihnen alle jüngeren schützt. Da sich nun die Fiedern

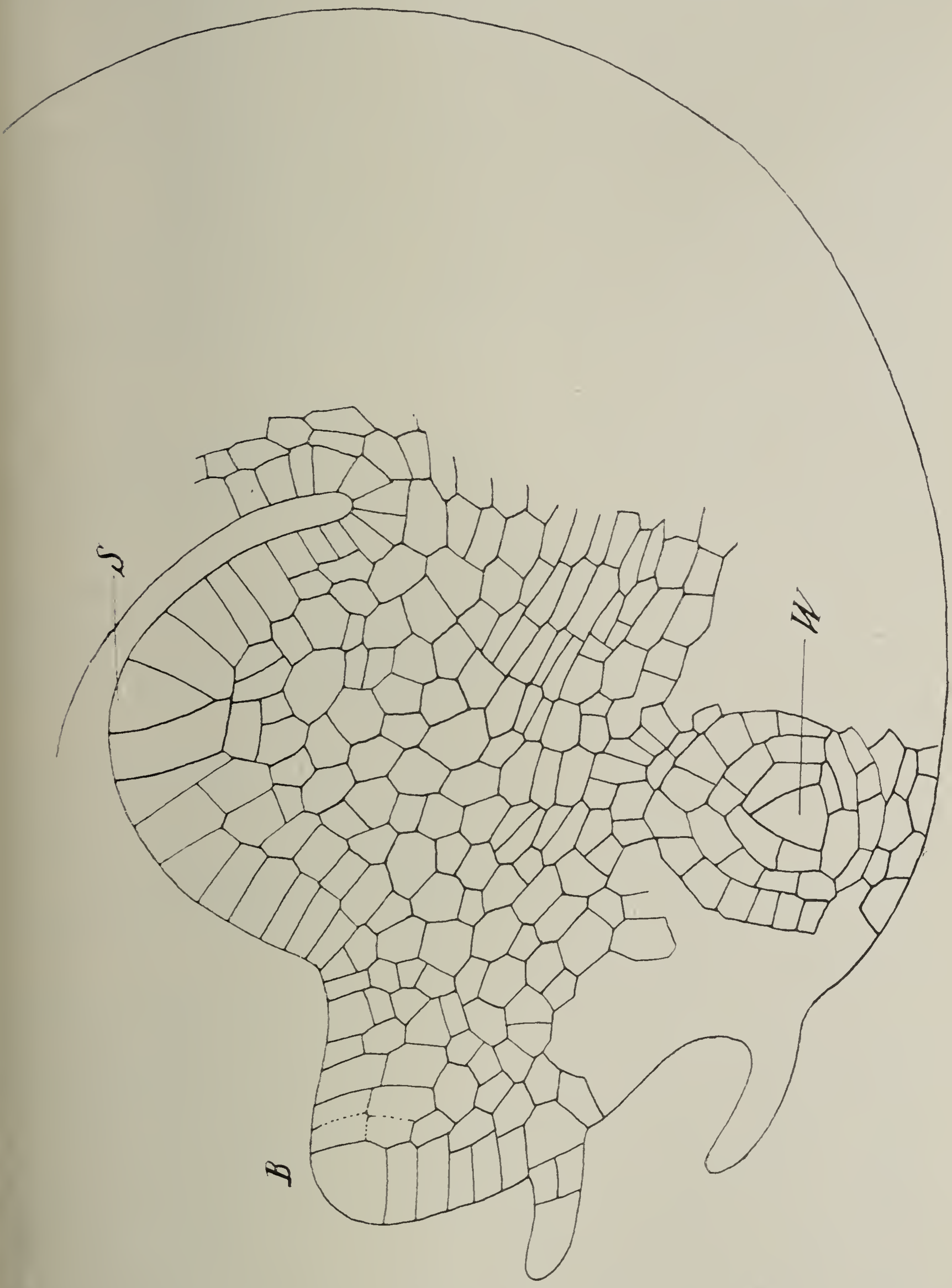


Fig. 3. Längsschnitt durch eine junge Knospe von Adiantum Edgeworthii (aus drei Mikrotomschnitten kombiniert). *S* Sproßscheitelzelle, *B* erstes Blatt der Knospe, das scheinbar die Fortsetzung des Mutterblattes bildet, *W* erste Wurzelanlage, endogen in der dritten Zelllage entstanden.

auszubreiten anfangen und das Blatt sich abrollt, erhält die junge Knospe ein neues Schutzmittel in Gestalt von zahlreichen Haaren. die namentlich im Umkreis des Vegetationspunktes und des jungen Blattes auftreten und von allen Seiten her dieselben überdecken. Sie erschweren die Untersuchung der älteren Stadien ungemein; die Entwicklung der Knospe konnte aber trotzdem noch einen Schritt weiter verfolgt werden.

Während das erste Blatt sich lebhaft entwickelt, macht der Sproßscheitel nur geringe Fortschritte. In der Sproßscheitelzelle tritt endlich die erste Teilung ein, indem eine Wand parallel zu einer der Seitenwände entsteht (Fig. 2—5). Dadurch wird das erste Segment abgeschnitten. Eine weitere Segmentierung wurde aber an keiner der freipräparierten Knospen beobachtet. Die Teilungen der Knospenscheitelzelle erfolgen also äußerst langsam. Die andere Hälfte der ursprünglichen Blattscheitelzelle hat sich inzwischen mehrmals geteilt. Da die neuen Wände fast immer annähernd parallel zu einer Seitenwand oder zur Querwand verlaufen, so bleibt auch hier gewöhnlich eine Zeitlang eine dreiseitige Zelle erhalten. Sie ist aber stets kleiner als die Sproßscheitelzelle und wird wohl zuletzt verschwinden.

Der Scheitel der Knospe, auf dem immer noch die Umrisse der früheren Scheitelzelle des Mutterblattes leicht erkennbar sind, verbreitert sich jetzt bedeutend nach den beiden Seiten hin. Bald sehen wir links und rechts eine Gewebepartie sich zu ungefähr gleicher Höhe mit dem Vegetationspunkt emporwölben.

Die Scheitelzellgruppe beteiligt sich aber an dieser Veränderung nicht, sondern das Wachstum findet hauptsächlich in den beiden Segmentreihen des Mutterblattes statt. Die Mittelstücke, die sonst die Randzellen liefern, werden hier durch Längs- und Querwände geteilt, die senkrecht aufeinander stehen, und es gehen aus ihnen unter sich gleiche, annähernd isodiametrische Zellen hervor.

Auf den beiden Zellhöckern werden zwei neue Blätter angelegt, und bald sehen wir erst an dem einen und dann am andern eine Blattscheitelzelle auftreten. Auch diese beiden Blätter entspringen nicht aus Segmenten der Sproßscheitelzelle, sondern, genau wie das erste Blatt, in einiger Entfernung vom Sproßscheitel aus dem embryonalen Gewebe. Die Zelle, aus der die Blattscheitelzelle hervorgeht, ist schon früh mit Sicherheit zu erkennen, denn sie nimmt genau den höchsten Punkt eines Höckers ein, wird größer als die angrenzenden Zellen und ist in der Wachstumsrichtung des entstehenden Blattes stark gestreckt.

Die beigegebenen Figuren 4 und 5 geben verschiedene Entwicklungsstadien der Knospe mit den Anlagen des zweiten und dritten

Blattes. In Fig. 4 ist die Scheitelzelle des zweiten Blattes eben aus einer oberflächlichen Zelle ausgeschnitten worden. Sie ist nicht aus den aufgeteilten Randzellen hervorgegangen, sondern steht mehr auf der geförderten Konvexseite des Mutterblattes. Fig. 5 stellt einen etwas älteren Zustand dar. Das erste Knospenblatt, das die Fortsetzung des Mutterblattes bildet, ist hier weggelassen. Die Scheitelzelle des dritten Blattes ist auch hier noch nicht gebildet, aber die Blattmutterzelle ist bereits zu erkennen. Besonders scharf tritt sie im opt. Querschnitt (Fig. 5 *II*) der Knospe hervor, der nach dem gleichen Objekt gezeichnet ist.

Hier haben wir in der Mitte die Sproßscheitelzelle, rechts die Scheitelzelle des zweiten Blattes (B_2), die viel größer erscheint, da der

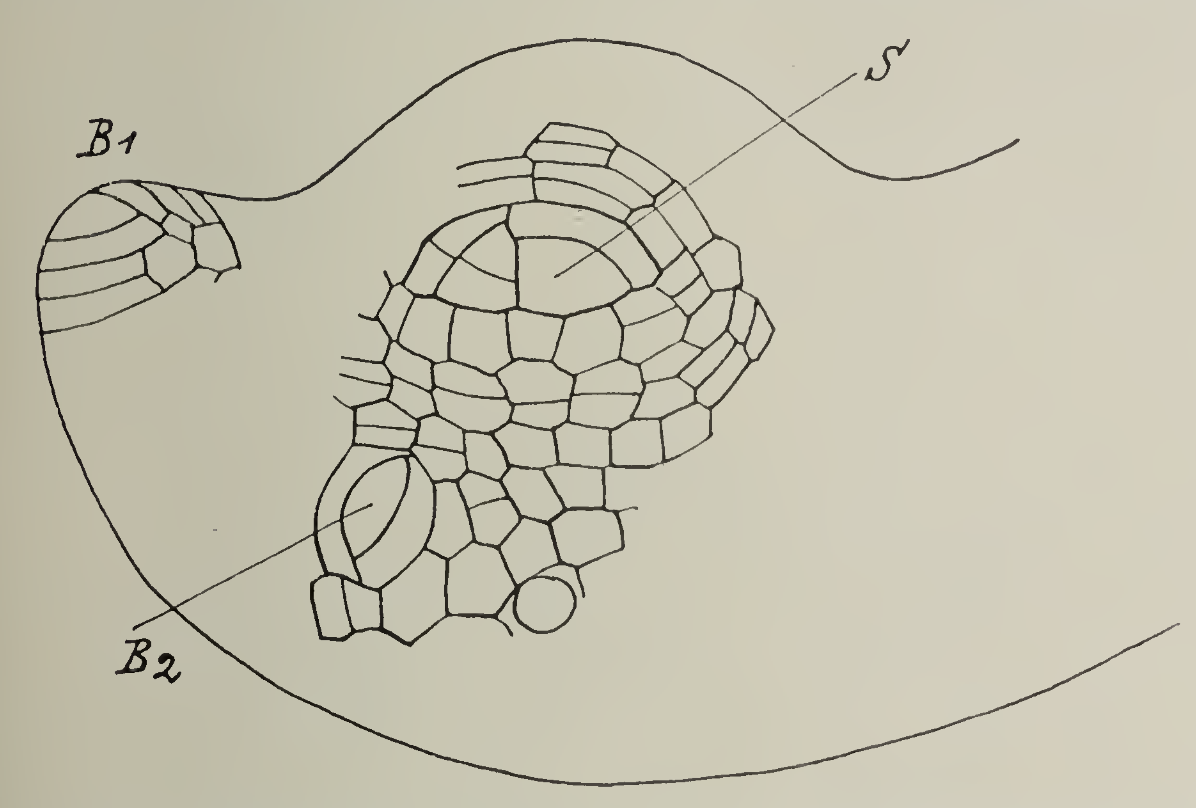


Fig. 4. Adiantum Edgeworthii. Spitzenknospe mit zwei Blattanlagen (B_1 und B_2) schräg von oben gesehen. *S* Sproßscheitelzelle.

Schnitt durch die Längsachse ihrer Außenfläche geht, und links die Initiale des dritten Blattes. Die aus der Scheitelzelle des Mutterblattes hervorgegangene Zellgruppe ist noch wenig verändert und auch die zuletzt abgegebenen Segmente sind noch zu erkennen, obschon sie auf der Konvexseite durch das hier gesteigerte Wachstum verzerrt sind.

Das zweite und dritte Blatt sind höher inseriert als das erste, da die ganze Scheitelpartie der Knospe inzwischen durch das rasche Wachstum der darunter liegenden Gewebe emporgehoben wurde. Da jetzt in dieser Zone ein Stillstand einzutreten scheint, die Blätter am Vegetationspunkt aber sich rasch entwickeln und auch das erste Blatt bedeutend an Umfang zunimmt, so entsteht unter den Basen des zweiten und dritten Blattes eine halsartige Einschnürung, durch die der obere Teil der Knospe gegen ihr erstes Blatt abgesetzt ist. Es macht darum

den Eindruck, als ob dieses Blatt gar nicht zur Knospe gehöre, und es erscheint jetzt mehr als je als die weitergewachsene Spitze des Mutterblattes, um so mehr, als das Leitbündel dieses letzteren sich direkt in das neue Blatt hinein fortsetzt. Die Entwicklungsgeschichte allein kann uns also in diesem Falle den wahren Sachverhalt enthüllen, und wenn man nur die fertigen Zustände untersuchen und sich dabei auf

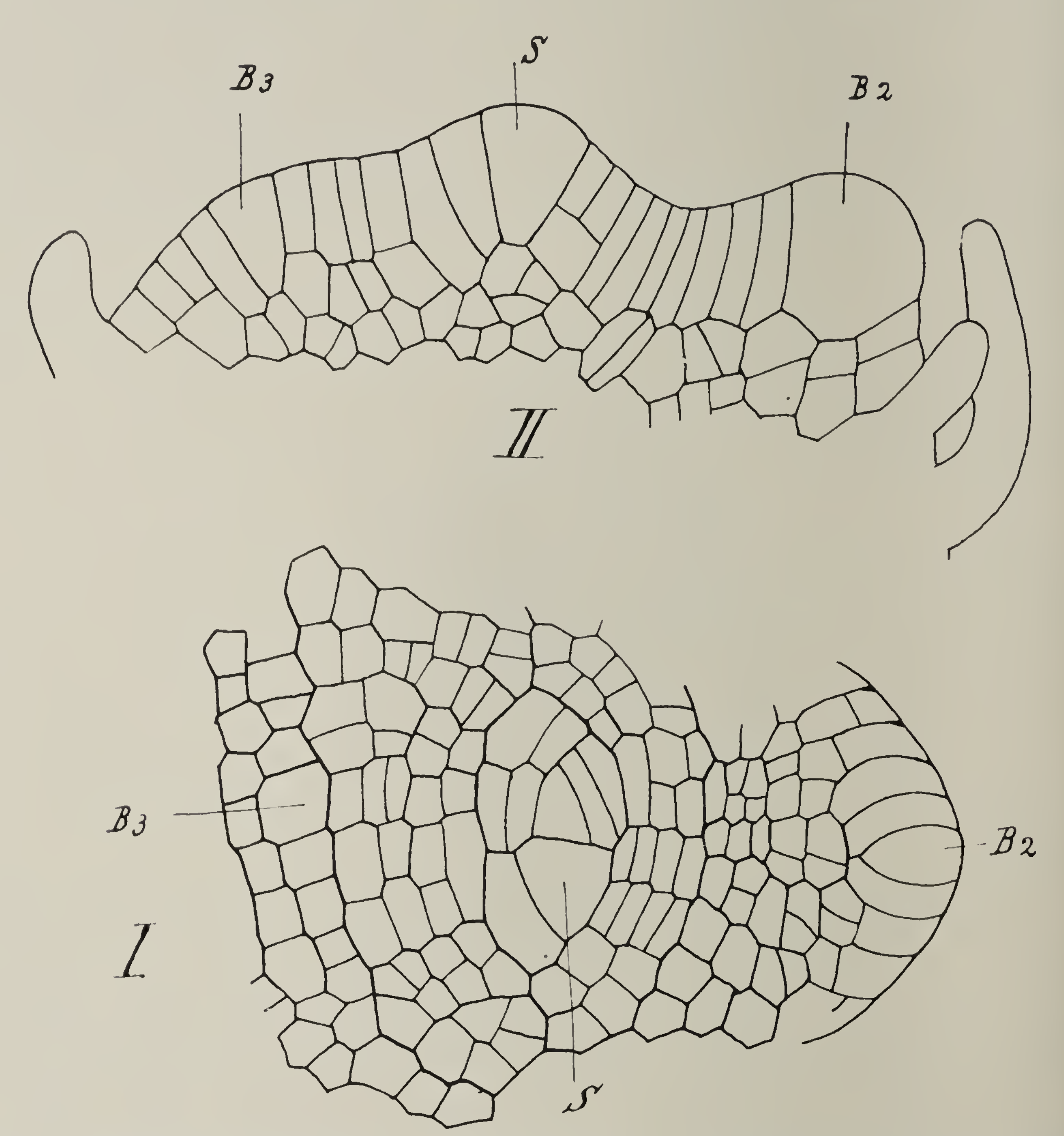


Fig. 5. Adiantum Edgeworthii. Ältere Knospe. *I* Scheitelansicht. *II* optischer Querschnitt derselben Knospe. *S* Sproßscheitelzelle in der aus der Scheitelzelle des Mutterblattes entstandenen Zellgruppe. B_2 zweites Blatt (das erste ist nicht mitgezeichnet). B_3 Mutterzelle des dritten Blattes. Beide Blätter unabhängig vom Stammscheitel entstehend.

den Verlauf der Leitbündel stützen würde, so käme man zu ganz verkehrten Resultaten. Die Leitbündel stellen eben hier, wie in zahlreichen andern Fällen, in den in der Entwicklung befindlichen Organen die kürzeste und bequemste Verbindung mit den Nahrung und Wasser zuführenden Teilen der Pflanze her, ohne sich nach morphologischen Begriffen zu richten. Auch das zweite und dritte Blatt werden durch

seitliche Auszweigungen des Leitbündels des Mutterblattes direkt mit diesem verbunden, und erst nachher bildet sich ein besonderes Knospenleitbündel, indem zuerst einige Tracheïden angelegt werden, welche den jungen Sproß mit seiner ersten Wurzel verbinden und sich nicht an das Leitbündel des Mutterblattes anlegen (Fig. 6).

Der Anschluß an dieses wird erst nachher durch andere Tracheïden hergestellt.

Neben der ersten Wurzel auf der Unterseite des Mutterblattes sind inzwischen noch einige weitere entstanden und bald treten auch am Sproß der Knospe die ersten Wurzelanlagen auf.

Die Knospe ist nun in ihrer Entwicklung so weit vorgeschritten, daß sie selbständig werden kann. Das Mutterblatt hat unterdessen seine Fiedern zum größten Teil entfaltet und sich, besonders in den basalen Partien, bedeutend gestreckt. Die Streckung schreitet mit der Entfaltung der Fiedern und der Abrollung scheitelwärts fort und erfolgt zuletzt an der fiederlosen Verlängerung der Rhachis. An Blättern, deren Knospen bereits die ersten drei Blattanlagen besaßen, war diese Verlängerung erst etwa 5 mm lang, während sie ausgewachsen 10 cm und mehr messen kann. Auch der fiedertragende Teil der knospenden Blätter erscheint oft gegenüber den gewöhnlichen Wedeln stark verlängert und die obersten Fiedern sind meist weiter auseinander gerückt und viel kleiner, als die unteren. Gut entwickelte Blätter können mit dem fiederlosen Ende eine Länge von 60—70 cm erreichen.

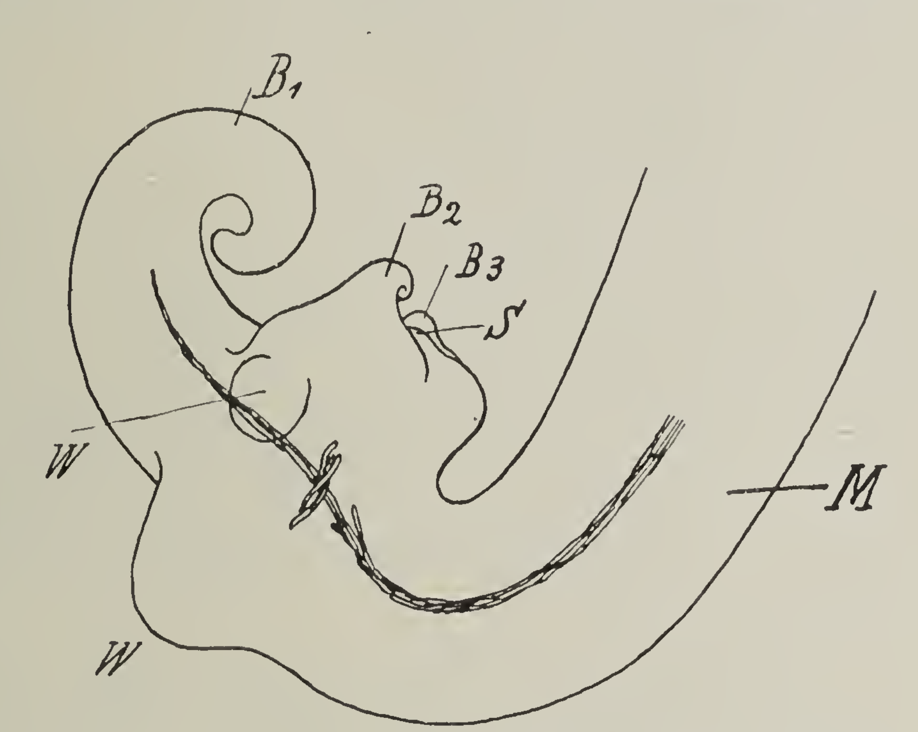


Fig. 6. Adiantum Edgeworthii. Ältere Knospe; das erste Blatt (B_1) scheinbar die Verlängerung des Mutterblattes (M) bildend, dessen Leitbündel sich direkt in das Knospenblatt fortsetzt. W Wurzeln.

Die verlängerte Rhachis berührt das Substrat bereits, ehe sie völlig abgerollt ist, und die Knospen können sich darum sofort bewurzeln und zu neuen Pflanzen heranwachsen. Auch in den Gewächshäusern, wo dieser Farn teilweise in hängenden Töpfen gezogen wird, machen die Knospen keine Ruhezeit durch, sondern wachsen ununterbrochen weiter, obschon sie frei in der Luft hängen. Die Wurzeln treiben dabei nicht oder nur wenig aus und vertrocknen meist. An jeder Knospe

wächst das erste Blatt besonders schnell und bildet, wie dann auch die nachfolgenden, ebenfalls eine Knospe an der peitschenförmig ausgezogenen Rhachis, die sich in gleicher Weise weiter entwickelt.

So entsteht eine sonderbare Verkettung von zahlreichen jungen Pflänzchen, die in dichtem Gewirr weit herunter hängen. In der Natur besorgen natürlich die Knospen die Vermehrung und Ausbreitung des Farnes, und wo sie einen günstigen Boden finden, überzieht bald ein so dichtes Geflecht von Blättern den verfügbaren Raum, daß man die einzelnen Pflanzen kaum herauslösen kann. Die Weiterentwicklung der jungen Pflänzchen erfolgt in normaler Weise, indem die dreischneidige Scheitelzelle in langsamem Tempo Segmente abgibt, in denen die später auftretenden Blätter entstehen. Ob mehr als drei Blätter unabhängig vom Stammscheitel auftreten können, wurde nicht untersucht und ist ja auch nicht von großem Interesse.

Im Münchner bot. Garten werden außer Adiantum Edgeworthii noch drei andere Formen dieser Gattung kultiviert, die ebenfalls Adventivknospen an der Spitze der ausgezogenen Rhachis bilden und sich in ihrem Wachstum genau so verhalten, wie der eben geschilderte Farn. Es sind dies Ad. caudatum L., Ad. lunulatum Burm. und Ad. capillus junonis Rupr. Die Entwicklung ihrer Knospen wurde ebenfalls eingehend untersucht. Diese stimmt aber in allen Stadien so vollkommen mit der von Ad. Edgeworthii überein, daß ich auf ihre Beschreibung verzichten kann.

Doch habe ich einige Figuren denen von Ad. Edgeworthii zum Vergleich gegenübergestellt (Fig. 2 *II—V*). Auch andere, den genannten Farnen nahe verwandte Adiantumarten bilden Peitschen mit Spitzenknospen. Es sind mir im ganzen 12 Fälle bekannt, die ich in der später folgenden Liste zusammengestellt habe.

Asplenium prolongatum Hk.

Auch unter den Asplenien finden sich zahlreiche Formen, die an der Spitze der verlängerten Rhachis ihrer Blätter je eine Knospe bilden. Von Asplenium prolongatum stand mir frisches Material zur Verfügung und ich unterzog darum auch die Knospen dieses Farnes einer genaueren Untersuchung, da die makroskopische Betrachtung es nicht unwahrscheinlich machte, daß die Entwicklung eine etwas andere sei als bei den Adiantumarten. Der Farn ist von derb-lederiger Textur und jedenfalls ganz anderen Vegetationsbedingungen angepaßt als Adiantum Edgeworthii und seine Verwandten, die alle an sehr feuchten, schattigen Standorten wachsen.

Bei Asplenium prolongatum sind an den Exemplaren des Münchener botanischen Gartens Blätter mit einer Endfieder ziemlich selten; fast alle endigen in einer fiederlosen Verlängerung der Rhachis, die sich energisch nach unten krümmt.

Die Blätter wachsen zuerst mit einer zweischneidigen Scheitelzelle, die wie bei Adiantum Edgeworthii die Segmente für den Aufbau des ganzen Blattes liefert. Dann wird sie in ähnlicher Weise geteilt, wie bei den eben besprochenen Farnen. Auch bei Asplenium prolongatum geht die Sproßscheitelzelle direkt aus der Blattscheitelzelle hervor. Die erste Teilung geschieht ebenfalls zunächst durch eine antikline Querwand, die aber die Seitenwände der Scheitelzelle nicht rechtwinklig trifft, sondern fast immer schief gestellt ist. Fig. 7 zeigt uns eine auf diese Weise geteilte Blattscheitelzelle. Die Längsachse der Außenwand liegt

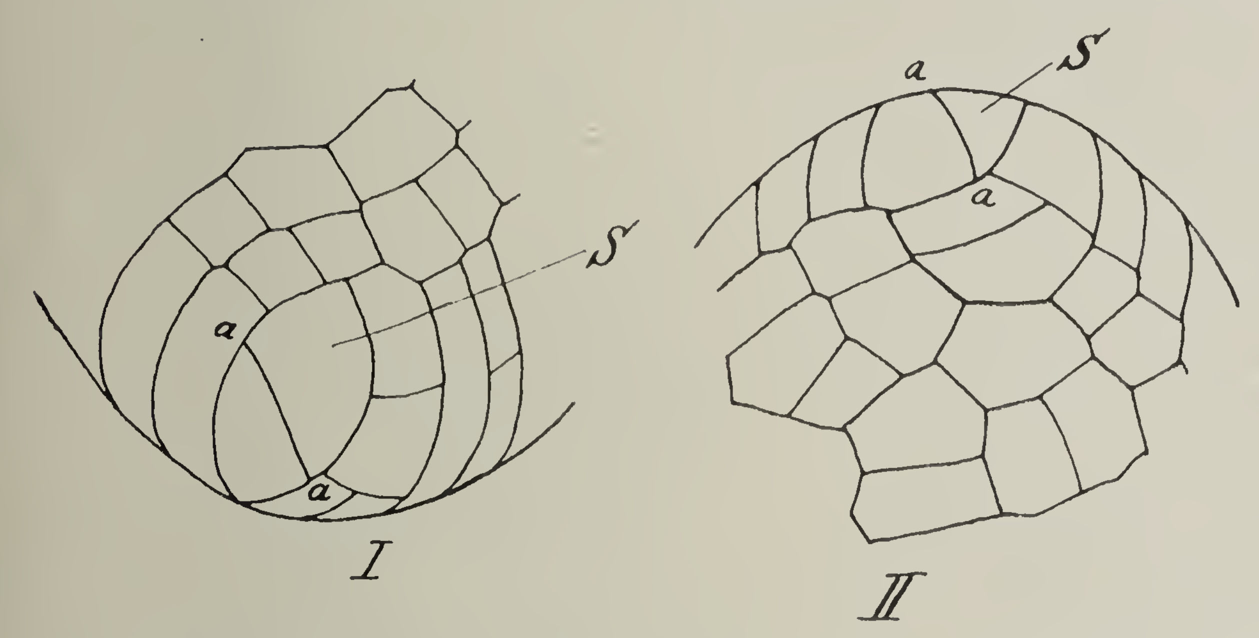


Fig. 7. Asplenium prolongatum. Erste Querteilung (*a a*) in der Blattscheitelzelle. *S* Scheitelzelle der sich bildenden Spitzenknospe; *I* von der Konkavseite (Oberseite), *II* von der Konvexseite gesehen.

in diesem Falle nicht genau in der Medianebene des Blattes, was besonders aus der Ansicht der Konvexseite zu erkennen ist. Diese ungewöhnliche Orientierung ist dadurch zustande gekommen, daß schon die zuletzt aufgetretene Segmentwand nicht mehr ihren normalen Verlauf parallel zu den älteren Segmentgrenzen nahm, sondern eine derartige Ablenkung erfuhr, daß das letzte Segment auf der Unterseite ungefähr doppelt so breit wurde, als in der gegen die Konkavseite des Blattes gerichteten Hälfte. Die strenge Gesetzmäßigkeit der Teilungen am Blattscheitel hört also auf, sobald die Knospe sich zu bilden anfängt und es sich darum handelt, die Sproßscheitelzelle zu gestalten.

Daß trotzdem, wie aus den folgenden Figuren hervorgeht, fast immer eine gewisse Regelmäßigkeit innegehalten wird, kommt wohl nur daher, daß das zu erreichende Ziel auf dem kürzesten Wege angestrebt

wird, der bei gleichen Voraussetzungen natürlich immer der gleiche sein muß.

Die der Blattoberseite zugekehrte Hälfte der Blattscheitelzelle wird zur Sproßscheitelzelle. Sie beginnt sogleich mit der regelmäßigen Segmentierung, da sie ja bereits die dreiseitig-pyramidale Gestalt hat, wenn auch die Seitenwände anfänglich noch etwas ungleich sind. Die erste Segmentwand der neuen Scheitelzelle läuft gewöhnlich einer der früheren Seitenwände der Blattscheitelzelle parallel. Die zweite kann mit der anderen Seitenwand (Fig. 9) oder mit der Querwand gleichlaufend sein. Auch hier erfolgen die Teilungen der Scheitelzelle in langsamem Tempo, während die andere Hälfte der ehemaligen Blattscheitelzelle verhältnismäßig rasch in kleinere Zellen zerlegt wird. Dabei entstehen gewöhnlich auch Zellen mit dreiseitiger Außenfläche, die man allenfalls mit der Sproßscheitelzelle verwechseln könnte. Diese ist aber immer zu erkennen an ihrer Größe in der Flächenansicht, ihrer Lage auf dem höchsten Punkte und hauptsächlich an ihrer bedeutenderen Ausdehnung in der Wachstumsrichtung des jungen Sprosses.

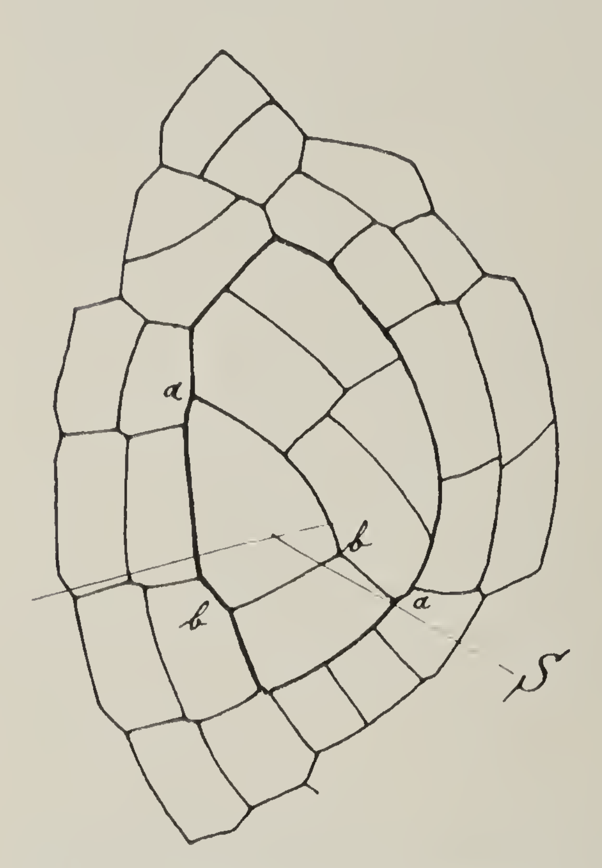


Fig. 8. Asplenium prolongatum. Junger Knospenscheitel. Die Scheitelzelle S hat durch die Wand $b\,b$ ein erstes Segment abgegeben. Die aus der Scheitelzelle des Mutterblattes entstandene Zellgruppe ist stärker umgrenzt.

Auch neigen sich die Haare, die ringsum in großer Zahl entstehen, und nachher auch die breiten Paleen alle dieser Zelle zu, und die längeren von ihnen kreuzen sich gerade über ihr. Später bilden die Segmente das einfachste und untrüglichste Mittel zu ihrem Nachweis.

Die Bildung der Sproßscheitelzelle erfolgt nicht ausnahmslos genau in der geschilderten Weise, sondern es sind natürlich allerlei kleine Modifikationen möglich. So wurden z. B. vereinzelte Fälle beobachtet, wo die erste Querwand die Seitenwände der Blattscheitelzelle rechtwinklig traf.

Auch andere Abweichungen kommen vor, die wohl meist dadurch verursacht werden, daß die Konvexseite der Blattspitze viel stärker wächst als die Konkavseite, wodurch nicht selten unregelmäßige Teilungen veranlaßt werden.

Diese Steigerung des Wachstums scheint mitunter schon einzusetzen, ehe die Querteilung der Scheitelzelle erfolgt. Sie ist so energisch,

daß die ganze Scheitelzellgruppe vollständig auf die Blattoberseite gerückt wird, so daß die Gewebe der Unterseite das äußerste Ende der Blattspitze einnehmen. Zugleich verdickt sich der ganze Gewebekomplex, und zwar wiederum besonders auf der Unterseite. Dadurch wird hier Raum geschaffen zur Anlage der Wurzeln, von denen die erste in der Mitte des vorderen Randes auftritt, worauf sich ihr andere seitlich anreihen, so daß an ältern Stadien die Knospe auf der Vorderseite von einem Kranze junger Wurzeln umsäumt ist.

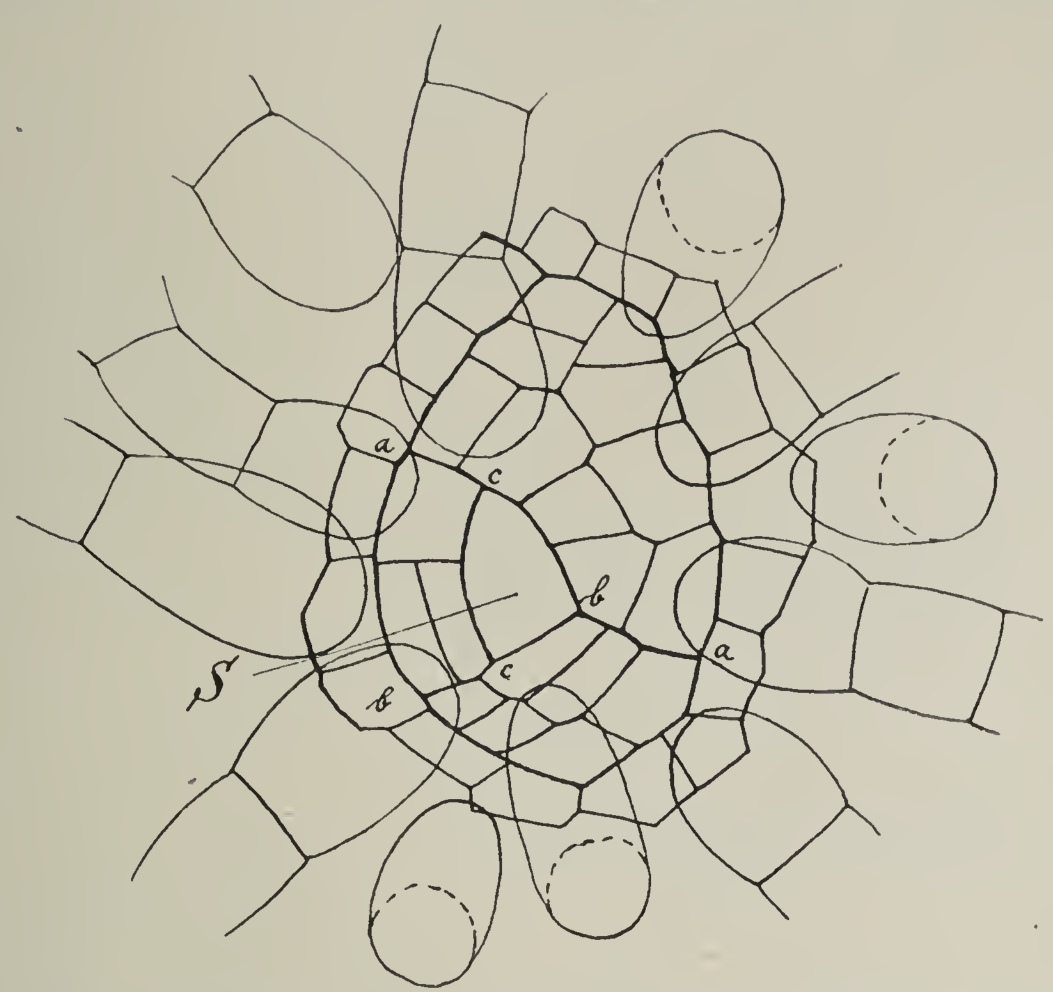


Fig. 9. Asplenium prolongatum. Knospenscheitel. Die Scheitelzelle hat durch die Wand *cc* ein zweites Segment abgegeben. Sonst wie Fig. 8.

Die Wurzelanlagen treten hier oft in der ersten Zelllage unter der Epidermis auf (Fig. 11).

Die jüngsten Entwicklungsstadien der Blätter sind bei den Knospen von Asplenium prolongatum äußerst schwer aufzufinden und zu erkennen, da die Paleen, die rings um den Scheitel hervorsprossen, bei ihrer Entstehung oft ganz ähnliche Bilder bieten. Doch konnte mit Sicherheit festgestellt werden, daß das erste Blatt auch hier nicht aus einem Segment der Sproßscheitelzelle entspringt, sondern ziemlich weit außerhalb der charakteristischen Zellgruppe auftritt, die aus der früheren Blattscheitelzelle hervorgegangen

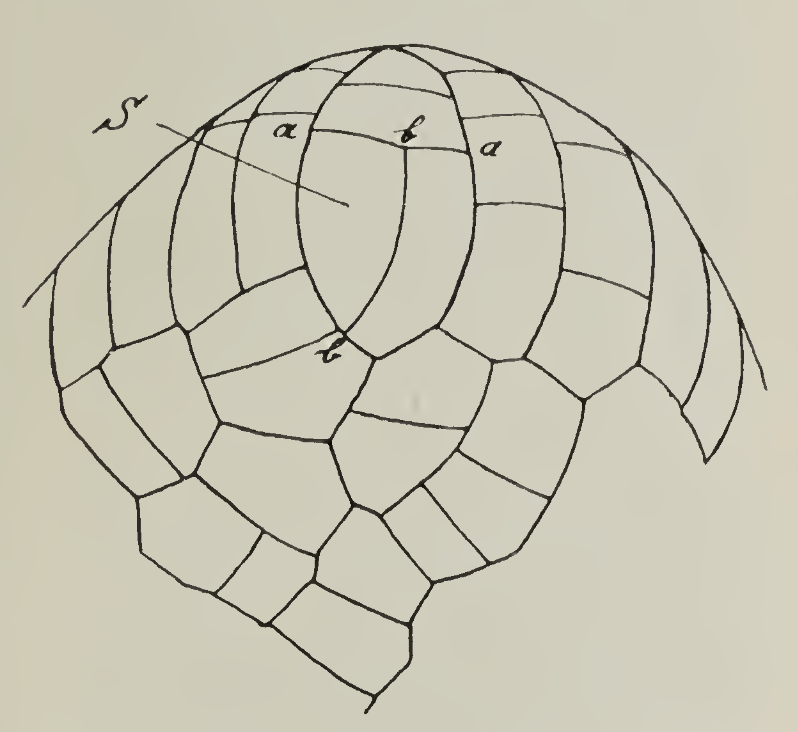


Fig. 10. Asplenium prolongatum. Knospenscheitelzelle durch ungewöhnliche Teilung entstanden. Bezeichnung wie Fig. 8.

ist. Die erste Blattanlage befindet sich immer auf der Vorderseite der Knospe, meist nicht genau in der Mediane des Mutterblattes.

Wenn die Knospe austreibt, was nur selten geschieht, ohne daß sie mit dem Boden in Berührung kommt, so stellt sich dieses erste Blatt in die Verlängerung des Mutterblattes (Fig. 12), während das zweite und dritte immer rechts und links aufzutreten scheinen.

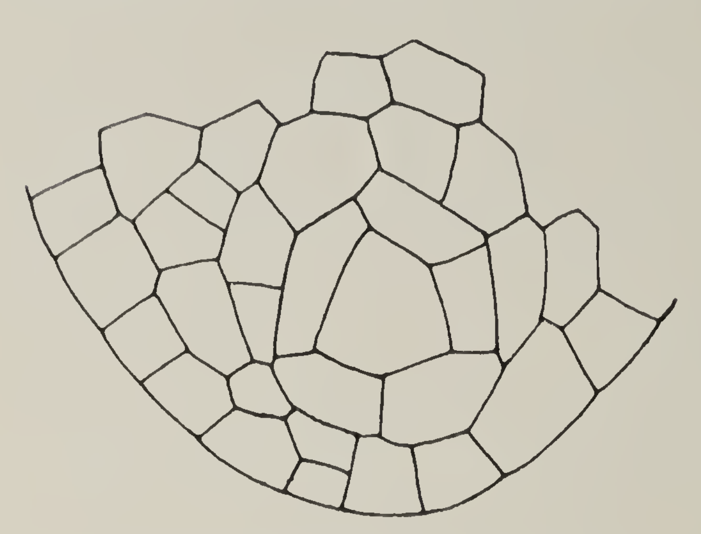


Fig. 11. Asplenium prolongatum. Wurzelanlage endogen in der zweiten Zelllage.

Für gewöhnlich erfolgt an den in Töpfen kultivierten Exemplaren das Austreiben der Knospen, da sie das Substrat nicht erreichen können, überhaupt nicht. Sie nehmen wohl manchmal einen Anlauf dazu, aber die Wurzeln vertrocknen bald und bisweilen stirbt dann die ganze Knospe ab.

In den meisten Fällen bleibt sie aber früh stehen, ohne deshalb die Entwicklungsfähigkeit zu verlieren. Darauf werde ich in einer später folgenden Arbeit über Regeneration zurückkommen.

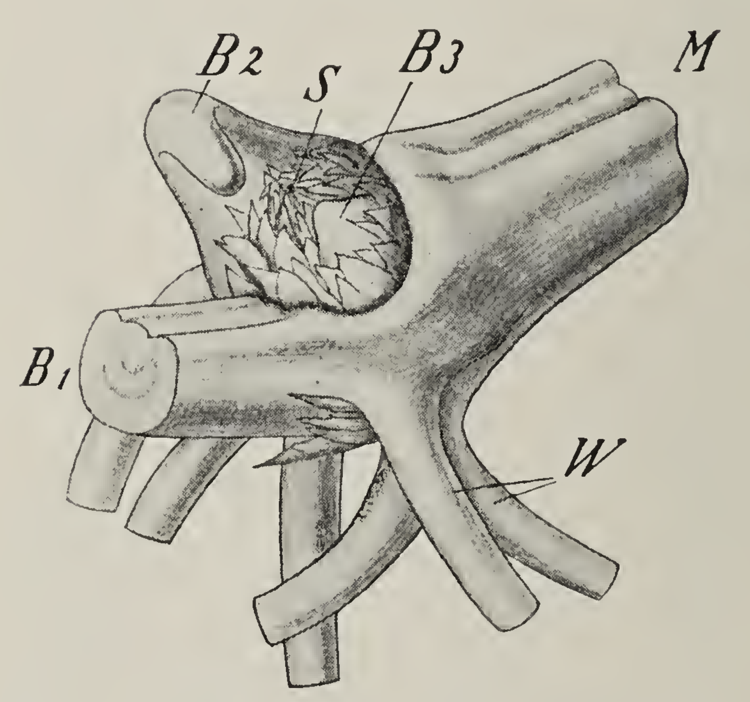


Fig. 12. Asplenium prolongatum. Ältere Knospe. *M* Mutterblatt. B_1 erstes Knospenblatt, als Fortsetzung des Mutterblattes erscheinend. B_2 und B_3 zweites und drittes Knospenblatt zu beiden Seiten des von Paleen bedeckten Knospenscheitels *S* stehend. *W* Wurzeln.

Das Blatt von Asplenium prolongatum führt ein Leitbündel, das aus zwei vereinigten Blattspursträngen zusammengesetzt ist, die immer am unteren Drittel der seitlichen Ränder einer Blattlücke sich an den Zentralzylinder des Sprosses ansetzen. Das Leitbündel des Blattes ist rinnenförmig gebogen und kehrt die Konkavseite nach oben. Diese Rinne erweitert sich, wo die Knospe gebildet wird und löst sich gleichsam in die Leitbündel der Wurzeln auf. Das Gefäßbündel des ersten Blattes beginnt wieder mit zwei Strängen, die sich am Ende des Mutterblattbündels seinen oberen Rändern ansetzen, dann nach vorne umbiegen und bald sich vereinigen (Fig. 13).

Auch das Leitbündel des jungen Sprosses steigt von den Rändern des Mutterblattbündels auf und schließt sich sogleich zum Zentralzylinder,

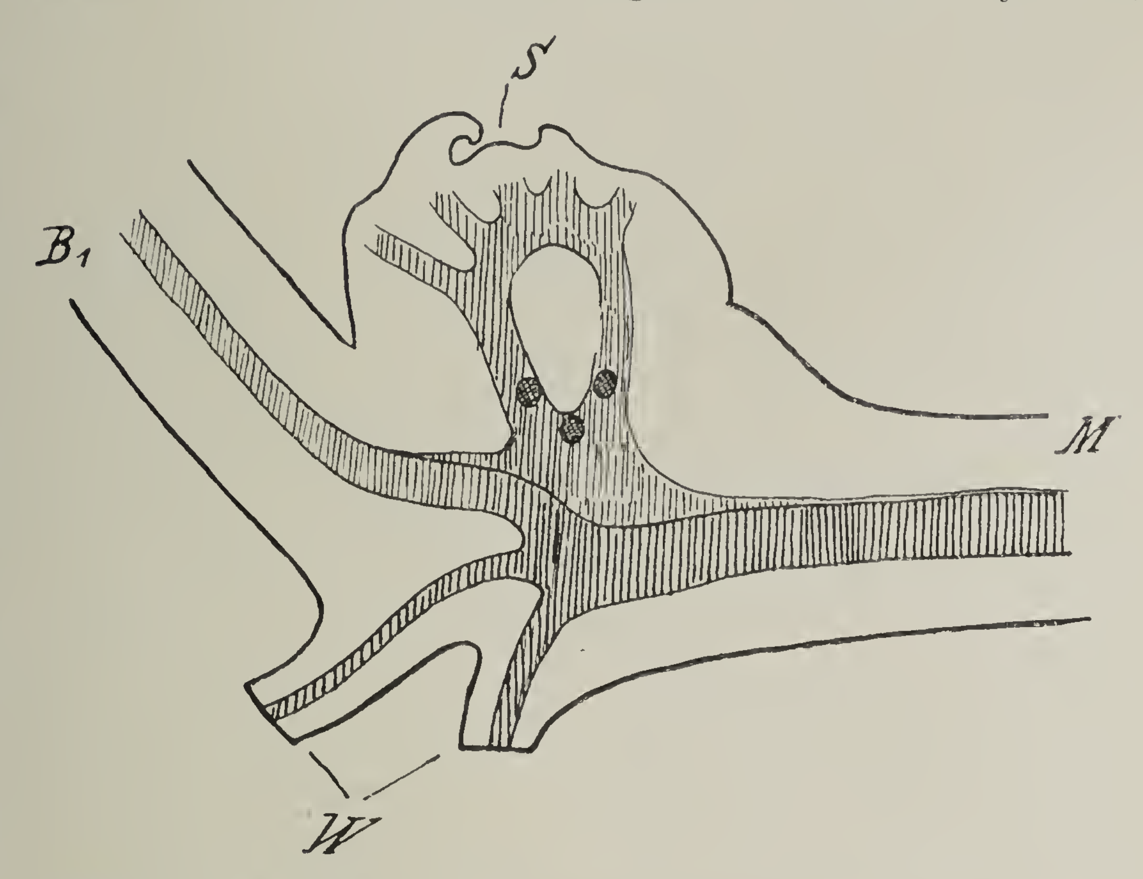


Fig. 13. Asplenium prolongatum. Längsschnitt durch eine Knospe, den Ansatz der Leitbündel des ersten Blattes, des Sprosses und der Wurzeln der Knospe an das Leitbündel des Mutterblattes zeigend. Die drei schraffierten Kreise sind die Ansatzstellen der beiden Blattspurstränge eines Blattes und eines Wurzelbündels an den Rändern einer Blattlücke. Bezeichnung wie Fig. 12.

nur die Blattlücken offen lassend. Alle Wurzeln entspringen von nun an am Sproß und zwar je eine unter jedem Blatte. Das Wurzelbündel setzt sich getrennt von den Blattspursträngen, genau im unteren Winkel der Blattlücke, an den Zentralzylinder an.



Fig. 14. Asplenium prolongatum. Blatt mit Knospe, die zwei Blätter mit reduzierter Fiederzahl gebildet hat.

Während bei Adiantum Edgeworthii und seinen Verwandten die knospenden Blätter ebenso viele Fiedern tragen wie die nicht knospenden und oft, ihrer größeren Länge entsprechend, sogar mehr, treffen wir bei Asplenium prolongatum sehr häufig Blätter mit stark reduzierter Fiederzahl. Häufiger und ausgeprägter als an der Mutterpflanze scheint die Reduktion an den Blättern austreibender Knospen vorzukommen (Fig. 14).

In noch weiter gehendem Maße fand ich diesen Dimorphismus der Blätter bei aus Japan stammenden Herbarexemplaren ausgebildet. Die einen Blätter trugen zahlreiche Fiedern und am Ende eine wenig entwickelte, kleine Knospe, die andern hingegen hatten bedeutend weniger Fiedern, dafür aber eine kräftige Knospe, und diese hatte merkwürdigerweise an allen Blättern mit reduzierter Assimilationsfläche den Boden berührt und ausgetrieben. An jeder Knospe war vorerst nur ein Blatt entstanden mit noch geringerer Fiederzahl und wiederum einer Endknospe, die an einigen auch schon ein ähnliches Blatt hervorgebracht hatte. Warum nun gerade die Knospen der Blätter mit der verminderten Fiederzahl die Erde erreicht und ausgetrieben hatten, läßt sich nach dem Herbarmaterial nicht entscheiden. Sie sind im allgemeinen nicht länger als die normalen und können also nicht durch ihr Gewicht zu Boden gedrückt worden sein. Das wäre nur möglich, wenn die Knospen in der Luft ausgetrieben und sich erst bewurzelt hätten, wenn sie, durch die Schwere des Knospenblattes niedergebeugt, die Erde berührten.

Es wäre aber auch denkbar, daß die Blätter mit weitgehender Reduktion der Assimilationsfläche aus „inneren Gründen" eine andere Lage einnehmen als die gewöhnlichen Laubblätter; denn wie wir schon hörten, ist die fiederlose Verlängerung der Blätter an nicht dimorphen Formen dieser Pflanze auffallend nach unten gekrümmt, während der gefiederte Teil ziemlich steil aufsteigt. Das ist möglicherweise bedingt durch ein verschiedenes Reaktionsvermögen der beiden Partien eines Blattes gegenüber äußeren Einflüssen, z. B. dem Licht. Dann müßte natürlich dieser Unterschied in noch höherem Grade sich geltend machen zwischen so reich gefiederten Blättern mit unbedeutender Verlängerung der Rhachis und den fast fiederlosen, wie sie die japanischen Exemplare zeigen. Sollte sich durch Experimente an lebendem Material feststellen lassen, daß die Blätter dieses Farns in gleichem Maße, wie sie ihre Fiedern einbüßen, negativ heliotropisch werden, so hätten wir hier ein äußerst instruktives Beispiel für das Zustandekommen einer Arbeitsteilung. Denken wir uns, daß die aufrechten, reich gefiederten Blätter, deren Knospen wohl relativ selten zur Entwicklung kommen, im Laufe der Zeit die Knospenbildung ganz aufgeben, während die sich zur Erde neigenden, die infolge ihrer Lage und der Verminderung der Blattfläche für die Assimilation untauglich geworden sind, die vegetative Vermehrung allein besorgen und schließlich gar keine Fiedern mehr bilden, so erhalten wir einen Farn mit aufrechten gefiederten Laubblättern, die keine Knospen hervorbringen, und niederliegenden, fieder-

losen, knospenden Blättern, die wir als Ausläufer bezeichnen können. Da bei den Knospen zunächst immer nur das erste Blatt sich entwickelt und zwar in gleicher Weise wie das Mutterblatt, so erhalten wir zusammengesetzte Ausläufer, die aus fiederlosen Blättern verschiedener Individuen bestehen und also Blattsympodien sind.

Diese hier theoretisch entwickelte Form von Asplenium prolongatum existiert nun tatsächlich. Die im Berliner Herbar befindlichen Exemplare dieser Stufe stammen von den Viti-Inseln (Asplenium stans. Kze.). Sie haben reich gefiederte Laubblätter ohne Knospen, die ziemlich stark von denen des asiatischen Asplenium prolongatum verschieden sind, und daneben gänzlich fiederlose Ausläufer, die ganz in der eben beschriebenen Weise Sympodien bilden.

Die Art Asplenium prolongatum scheint also aus einer ganzen Anzahl von kleinen Arten zu bestehen, von denen alle die Fähigkeit besitzen, Spitzenknospen zu bilden, wobei aber bei einzelnen in verschiedenem Grade eine Arbeitsteilung eingetreten ist. Bei Asplenium stans. Kze. ist hierin das Extrem erreicht. Eine ebenso weit gehende Arbeitsteilung kommt in noch schärfer ausgeprägter Form bei anderen Aspleniumarten vor, worauf wir nachher zu sprechen kommen werden.

Zu den nächsten Verwandten von Asplenium prolongatum gehört Asplenium rutaefolium Hk. Baker[25]) vereinigt sogar die beiden Farne in der Synopsis filicum, obschon sie von Hooker[2]) mit gutem Grunde voneinander getrennt worden waren. Die beiden Pflanzen sind in ihrem ganzen Aussehen so auffallend voneinander verschieden, daß mir diese Vereinigung schon zum voraus unzweckmäßig erschien, und ich unterzog das vorhandene Herbarmaterial von München und Berlin einer genaueren Durchsicht. Dabei stellte sich heraus, daß bei Asplenium rutaefolium Hk., das in seiner Verbreitung auf Südafrika beschränkt ist, niemals Spitzenknospen auftreten. Asplenium prolongatum Hk. kommt nur in Ostasien und auf den Inseln des Stillen Ozeans vor. Es hat seine besondere und ganz charakteristische Art der vegetativen Vermehrung ohne Zweifel erst hier erworben und ist bereits auf dem Wege, im Zusammenhang damit einen ausgesprochenen Dimorphismus der Blätter zu erlangen. Es hat sich aber auch sonst in seinem ganzen Habitus gegenüber Aspl. rutaefolium, mit dem es wohl eine gemeinsame Stammform besitzt, derart verändert, daß es unmöglich mit diesem zusammengezählt werden kann. Schon Hooker[2]) hatte außer der Knospenbildung eine ganze Reihe von Merkmalen namhaft gemacht, „which are all distinguishing marks not found in any form of Asplenium rutaefolium“.

Aneimia rotundifolia Schrad.

Bevor wir zu den Farnen mit typischen Ausläufern übergehen, wollen wir uns noch einige Fälle mit Peitschenbildung aus ganz anderen Formenkreisen, und zwar zunächst aus der Familie der Schizaeaceen, betrachten. Drei Arten der Gattung Aneimia, A. rotundifolia Schrad., A. radicans Raddi und A. Warmingii Prantl bilden ebenfalls Spitzenknospen an der mitunter sehr lang ausgezogenen Rhachis. Im hiesigen Garten wird A. rotundifolia gehalten, und an dieser machte ich meine Untersuchungen. Die Primärblätter der Pflanze bilden eine Endfieder. Sobald aber normale Blätter entstehen, beginnt die Knospenbildung; auch die fertilen Blätter, bei denen bekanntlich nur die beiden untersten Fiedern Sporangien bilden, tragen immer am Ende ihres sterilen Teiles eine Peitsche mit einer Knospe.

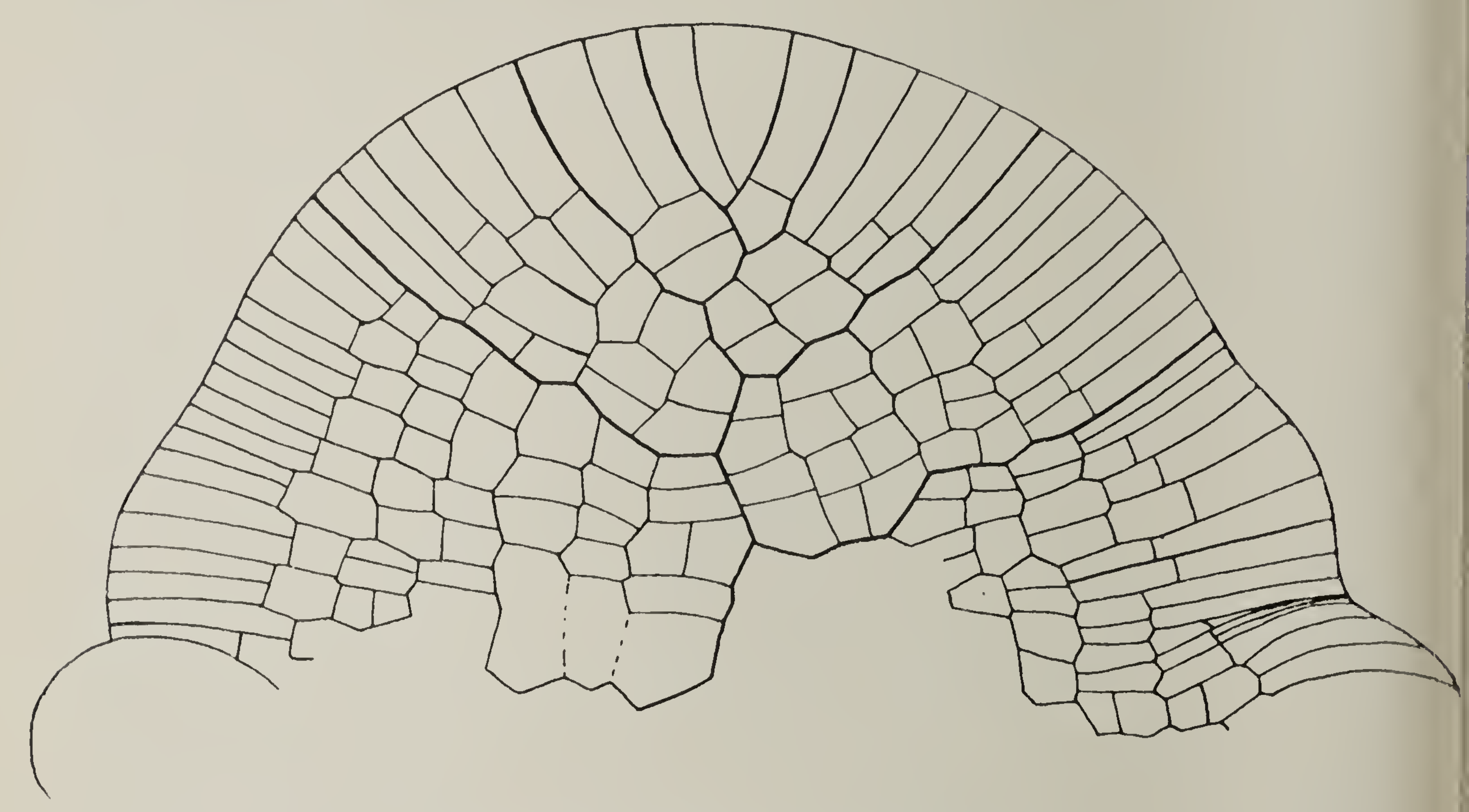


Fig. 15. Aneimia rotundifolia. Spitze eines jungen Blattes mit Scheitelzelle, die Entstehung der Fiedern zeigend.

Alle Blätter wachsen anfänglich mit einer Scheitelzelle (Fig. 15), die aber sehr früh aufgegeben wird, indem die Blattspitze zum Randwachstum übergeht. Die Randzellen sind anfänglich, von der Fläche gesehen, sehr schmal und langgestreckt. Nach und nach werden sie aber durch Querteilungen immer mehr verkürzt und zuletzt in fast isodiametrische Zellen mit annähernd quadratischer Außenfläche zerlegt. Gleichzeitig wird das Ende der Rhachis verdickt und ist bald ungefähr ebenso dick wie die weiter zurückliegenden Partien. Die Rhachis verjüngt sich also nicht nach vorne, sondern erscheint abgestutzt und von

einer schwach gewölbten Fläche begrenzt, der nur in der Mitte ein kleiner Konus aufgesetzt ist. Dieser Zellhöcker tritt anfänglich stärker hervor als später und kommt offenbar dadurch zustande, daß die Zone, in der die Verdickung stattfindet, ein wenig hinter der äußersten Spitze liegt. Über den Scheitel des Zellkegels läuft noch eine Zeitlang die Reihe der Randzellen hinweg, die man auch dann noch deutlich erkennen kann, wenn sie durch Querteilungen aufgeteilt sind. Ganz besonders tritt die Gruppe auf der Spitze des Konus hervor, deren Zellen sich immer durch ihre Größe auszeichnen und in der schließlich die Sproßscheitelzelle entsteht (Fig. 16).

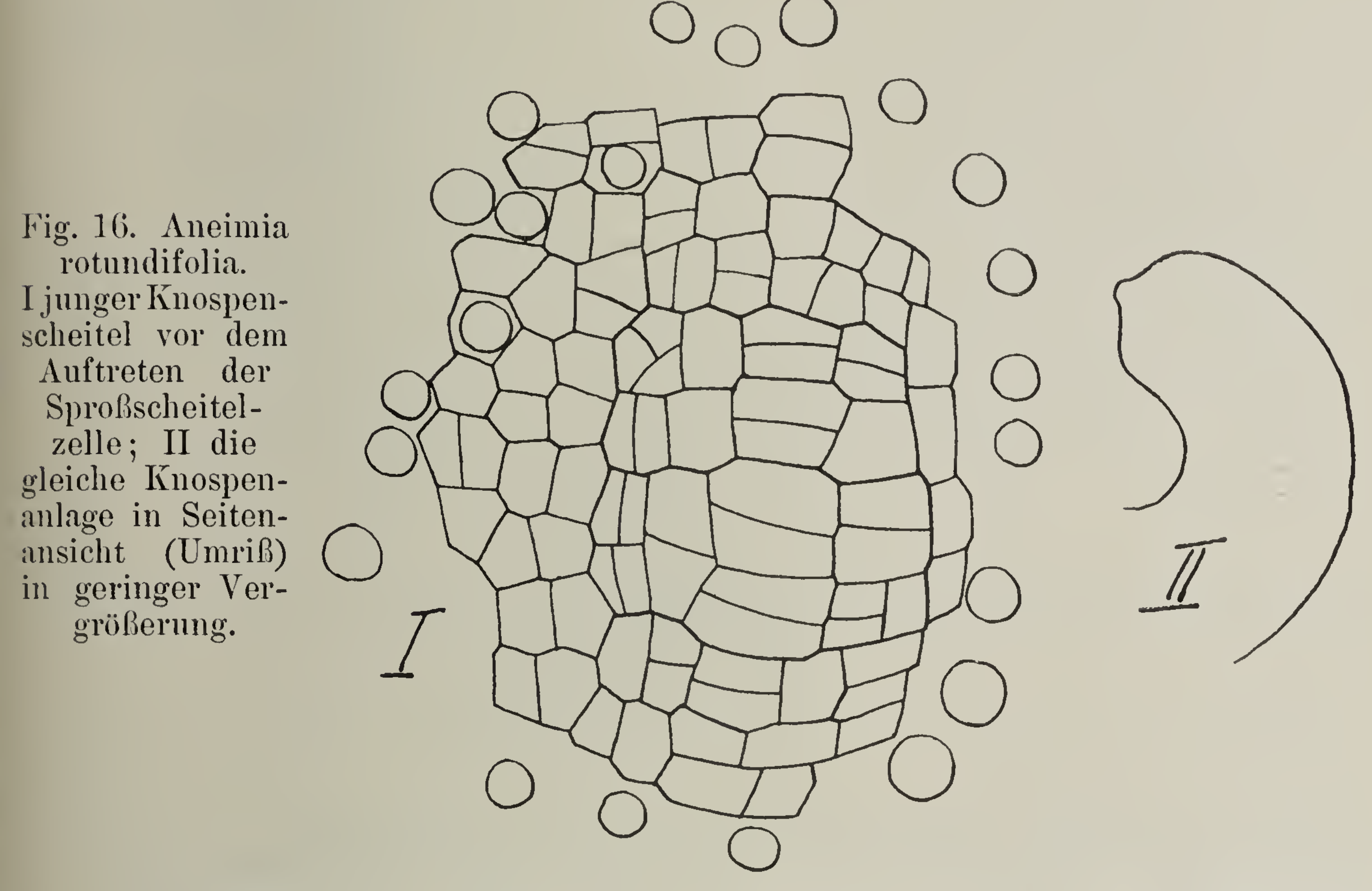


Fig. 16. Aneimia rotundifolia. I junger Knospenscheitel vor dem Auftreten der Sproßscheitelzelle; II die gleiche Knospenanlage in Seitenansicht (Umriß) in geringer Vergrößerung.

Der Zellhöcker verflacht sich in gleichem Maße, wie die Verdickung des Rhachisendes zunimmt, und wenn dieses zu einem fleischigen Knötchen angeschwollen ist, läßt sich die Erhöhung in der Mitte der Endfläche nur noch als eine schwache Wölbung wahrnehmen. Die ganze Fläche ist jetzt zu einem fast flachen Boden geworden, aus dem bald die ersten Blattanlagen hervorsprossen. Diese treten, soweit meine Beobachtungen reichen, immer lange vor der Sproßscheitelzelle auf und zwar in ziemlicher Entfernung von der Scheitelgruppe, aber stets in normaler Orientierung. In Fig. 17 ist eine junge Knospe gezeichnet, bei der am ersten Blatt (B_1) schon mehrere Segmente vorhanden sind, während die Scheitelzelle der zweiten Blattanlage (B_2), die sich als vorgewölbte Zellgruppe aus auffallend großen Zellen schon ganz sicher erkennen läßt, noch nicht gebildet ist. Auf der flachen Wölbung des

Sproßscheitels sehen wir noch nichts als die großen, aus den Mittelstücken der Randzellen hervorgegangenen Zellen mit quadratischer oder rechteckiger Außenfläche.

Eines der jüngsten Knospenstadien, an dem eine Sproßscheitelzelle mit Sicherheit nachgewiesen werden konnte, besaß bereits vier Blattanlagen. Eine derselben ist in Fig. 18 mit dem Sproßscheitel zusammen dargestellt, während die drei älteren zu weit von ihm entfernt waren, als daß sie gleichzeitig hätten sichtbar gemacht werden können.

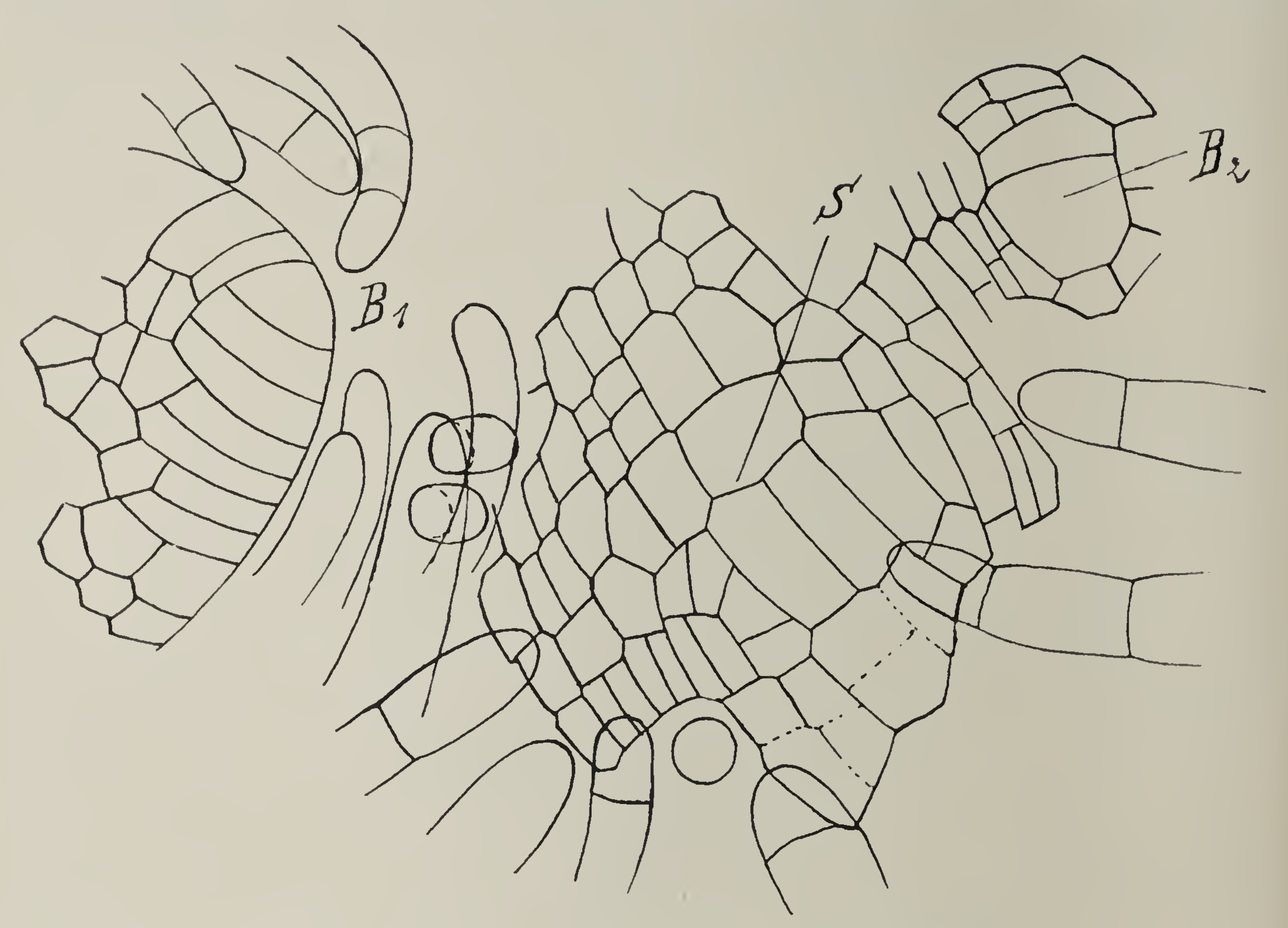


Fig. 17. Aneimia rotundifolia. Knospe mit zwei Blattanlagen B_1 und B_2. S höchste Stelle des Knospenscheitels. Scheitelzelle noch nicht gebildet.

Die Sproßscheitelzelle scheint hier eben entstanden zu sein durch die zuletzt aufgetretene Wand *a a*, durch die sie aus einer primatischen Zelle mit fast quadratischer Außenfläche ausgeschnitten wurde, die einer größeren, in der Oberfläche rechteckigen Gruppe angehört. Die ganze Zellgruppe ist offenbar aus einer solchen Zelle hervorgegangen, wie wir sie an dem jüngeren Stadium (Fig. 17) auf dem Scheitel fanden.

Ein ganz ähnliches Bild gewährt der Scheitel einer Knospe, die bereits sechs Blattanlagen besaß und in Fig. 19 abgebildet ist. Es ist kaum zu bezweifeln, daß hier alle sechs Blätter außerhalb der Segmente der Scheitelzelle entstanden sind, denn aus der Anordnung der Zellen geht mit ziemlicher Sicherheit hervor, daß die Scheitelzelle erst durch die Wand *a a* ihre dreiseitig-pyramidale Gestalt erhielt und seit-

her nur ein Segment durch die Wand *b b* abgab. Dieser Sproßscheitel ist also nur wenig älter als der von Fig. 18 und es sind während der Bildung eines Segmentes zwei neue Blattanlagen aufgetreten, was bei dem außerordentlich langsamen Tempo der Segmentierung am Sproß-

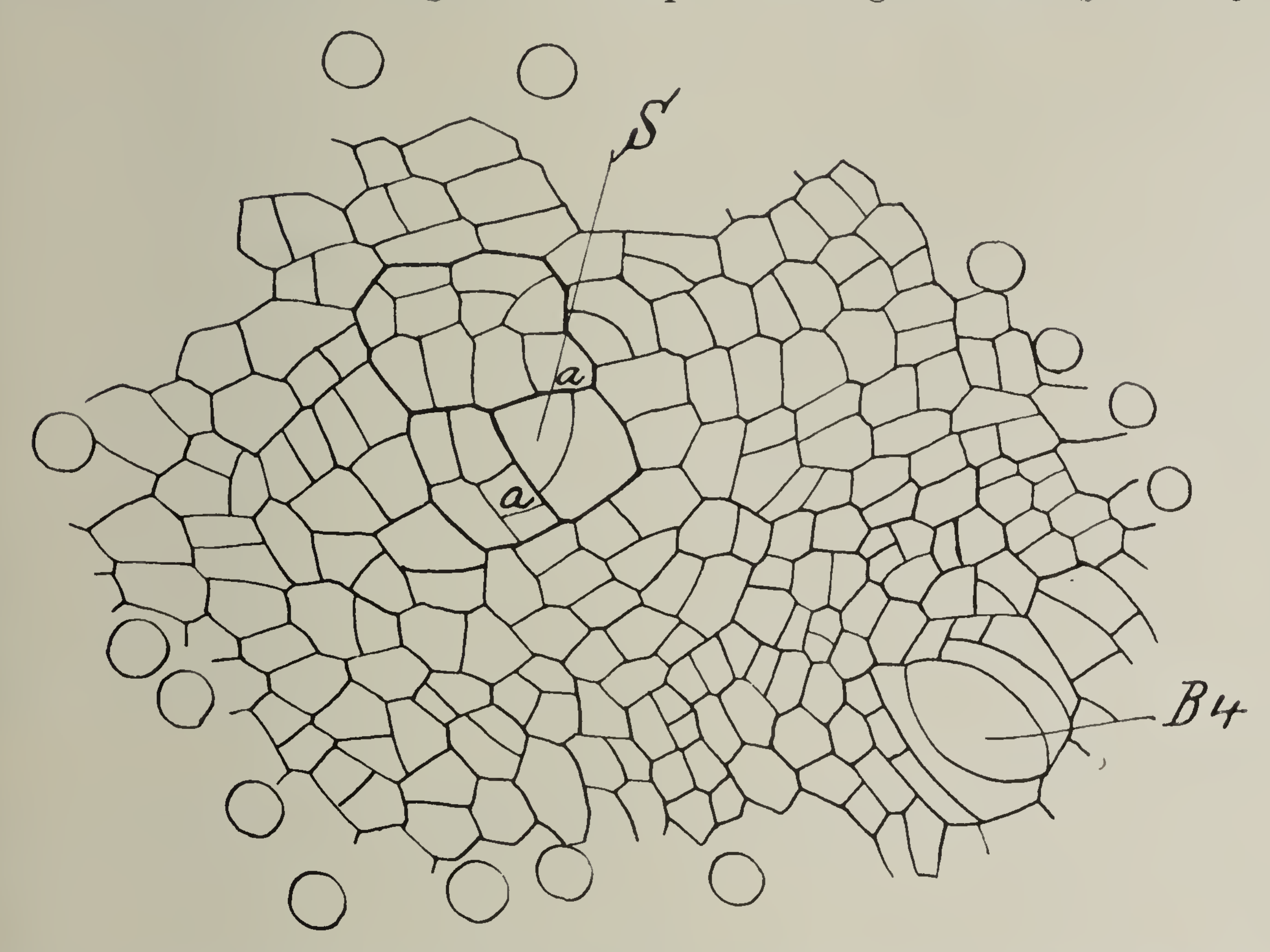


Fig. 18. Aneimia rotundifolia. Scheitel einer Knospe mit vier Blattanlagen (nur die jüngste B_4 gezeichnet). Scheitelzelle S eben durch die Wand $a\,a$ ausgeschnitten.

scheitel und dem starken Wachstum seiner Umgebung nicht auffallend ist. Wir haben also bei Aneimia rotundifolia die gleiche Erscheinung wie bei Adiantum Edgeworthii und den übrigen Farnen mit Spitzenknospen: die ersten Blätter der Knospe entstehen frei aus dem embryonalen Gewebe des Endes der Rhachis, ganz wie das erste Blatt am Embryo neben dem Sproßscheitel sich bildet. Die Anschwellung der Rhachis ist aber bei diesem Farn bedeutender als bei allen anderen, und es treten dementsprechend auch mehr Blätter in dieser Weise auf. Es ist dabei von Interesse, daß dieselben, wie die später aus den Segmenten der Scheitelzelle entspringenden, von Anfang an eine gesetzmäßige Anordnung innehalten. Sie divergieren ungefähr um zwei Fünftel, so daß das vierte zwischen das erste und zweite, das fünfte zwischen das zweite und

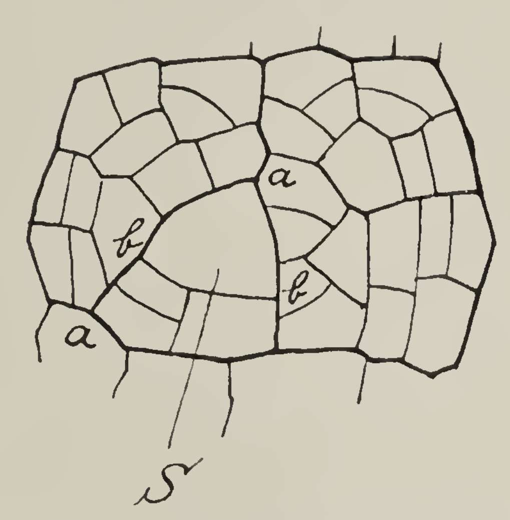


Fig. 19. Aneimia rotundifolia. Scheitelgruppe einer Knospe mit sechs Blattanlagen. Scheitelzelle S mit einem Segment.

dritte zu stehen kommt, während das sechste vor dem ersten auftritt, aber bedeutend weiter nach innen. Von einer Beeinflussung der Lage durch gegenseitigen Druck kann hier keine Rede sein, denn sie stehen alle so weit voneinander entfernt, daß sie durch weite Zwischenräume getrennt sind. Sie scheinen einem inneren Gesetze zu gehorchen und man könnte höchstens noch an die Abhängigkeit des Entstehungsortes von der Stoffzufuhr denken, indem z. B. die neue Blattanlage immer an der von den bereits bestehenden Verbrauchszentren am wenigsten beeinflußten Stelle auftreten dürfte, also möglichst weit von jeder der bereits vorhandenen Blattanlagen und vom Scheitel entfernt, aber doch infolge der akropetalen Anlage diesem näher als die zuletzt entstandene Blattanlage. Die unabhängig vom Stamm entstehenden Blätter von Aneimia rotundifolia und aller anderen untersuchten Farne haben auch die normale Orientierung zur Sproßachse, denn ihre Scheitelzelle liegt von Anfang an immer so, daß die Längsachse ihrer Außenfläche genau in die Ebene fällt, die wir durch die Sproßachse und das Blatt legen können, wie bei den aus den Segmenten der Scheitelzelle hervorgegangenen Blättern.

Ob die Sproßscheitelzelle in allen Fällen so spät auftritt wie in den beschriebenen, ist nicht sicher, und es wurden tatsächlich jüngere Stadien gefunden, die auf dem Scheitel eine dreiseitige Zelle besaßen, die man wohl für eine Scheitelzelle halten könnte. Doch kommen auf dem gewölbten Scheitel nicht selten auch sonst unregelmäßige Teilungen vor, die zur Bildung von dreiseitigen Zellen führen. Diese sehen oft einer Scheitelzelle täuschend ähnlich, werden aber alsbald wieder aufgeteilt, was sich an mehreren Objekten feststellen ließ. Es ist also nicht immer leicht, die Scheitelzelle zu erkennen, bevor sie Segmente abgegeben hat. Aber die abgebildeten Stadien beweisen auf alle Fälle, daß die Sproßscheitelzelle dieser Knospen so spät auftreten kann und daß die ersten Blätter nicht aus ihren Segmenten entstehen.

Die Wurzeln brechen ringsum am Rande der Knospenoberfläche aus den Seiten der Verdickung hervor, so daß sie nach allen Richtungen ausstrahlen. Zuerst und am raschesten entstehen sie auch hier in der Mitte der Vorderseite. Wenn die Knospen an der verlängerten Rhachis den Boden erreichen, so daß ihre Wurzeln sich weiter entwickeln können, so treiben sie sogleich aus; sonst aber stellen sie ihr Wachstum ein, ohne die angelegten Blätter zu entfalten, bleiben mitunter lange Zeit entwicklungsfähig und wachsen dann weiter, sobald sie Gelegenheit finden, sich zu bewurzeln. Gewöhnlich vertrocknen sie aber früher oder später und sind im allgemeinen viel weniger widerstandsfähig als die von Asplenium prolongatum.

Scolopendrium rhizophyllum (L.) Hk. und Fadyenia prolifera Hk.

An Aneimia rotundifolia möchte ich noch diese beiden Farne anschließen, die unter sich große Übereinstimmung in der Art der Knospenbildung aufweisen und auch bis zu einem gewissen Grade an die Vorgänge bei Aneimia rotundifolia erinnern.

Scolopendrium rhizophyllum ist von den Amerikanern als „walking fern" bezeichnet worden und Campbell[51]) sagt von ihm: „A single bud is formed at the tip of the slender leaf, which bends over until it takes root. From this terminal bud, another leaf grows and roots in the same way".

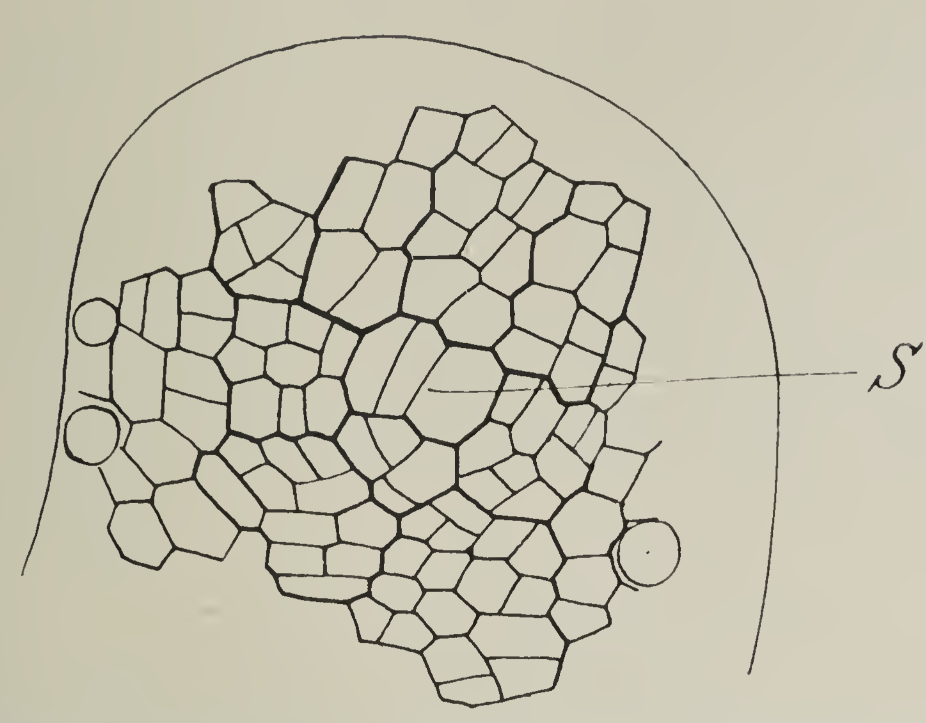


Fig. 20. Scolopendrium rhizophyllum. Junges Knospenstadium mit aufgeteilten Randzellen. *S* höchster Punkt der Anlage.

Die knospenden Blätter sind außerordentlich schlank. Ihre ungeteilte Spreite verschmälert sich aus breiterem Grunde zu einem unbedeutenden Saum, der an der lang ausgezogenen Mittelrippe bis zur Spitze des Blattes hinausläuft. Die jungen Blätter verlieren sehr früh die Scheitelzelle und wachsen darauf mit Randzellen weiter. Die seitlichen Randzellreihen bilden die Spreite, die aber an der Spitze selber nicht zur Ausbildung kommt, sondern dicht dabei plötzlich aufhört. Die Spitze beginnt dagegen, sich zu verdicken und schwillt bald zu einem kleinen, kugeligen Köpfchen an. Diese Gestaltveränderung kommt auch hier, wie in allen betrachteten Fällen in der Hauptsache durch ein ge-

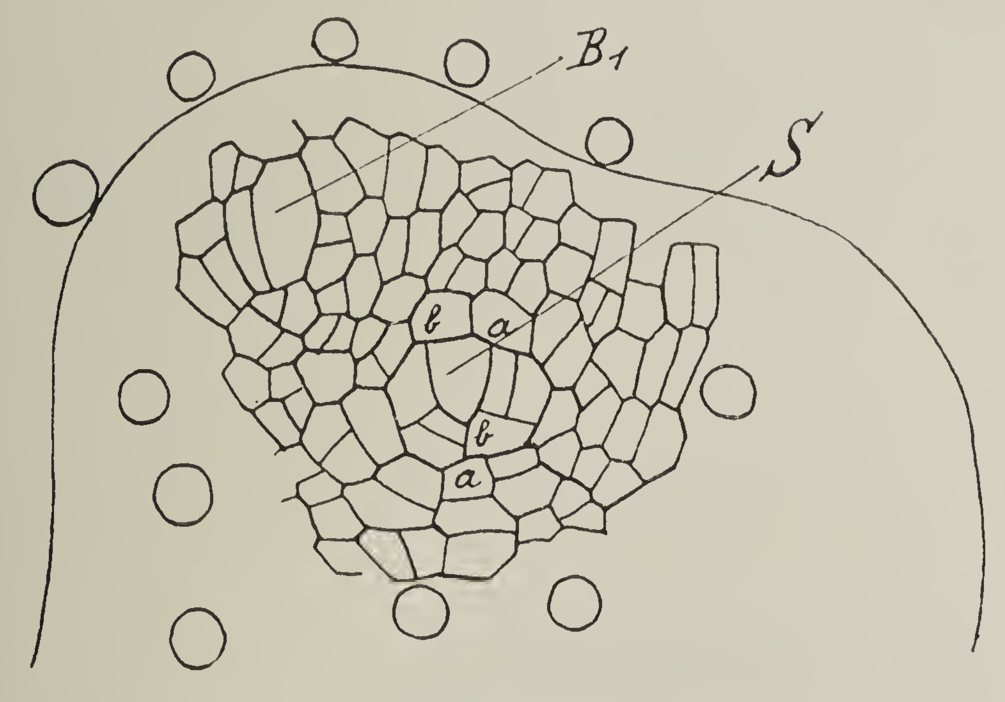


Fig. 21. Scolopendrium rhizophyllum. Junge Knospe mit Scheitelzelle *S* und einer Blattanlage B_1.

steigertes Wachstum der Konvexseite zustande, weshalb die Reihe der Randzellen höher und höher gerückt wird, bis sie zuletzt vollständig über die Oberseite des Köpfchens hinweg läuft. Die Randzellen sind unterdessen aufgeteilt worden, aber ihre Umrisse lassen sich noch lange aus der Gruppierung der Zellen ablesen (Fig. 20). In der am höchsten gelegenen Zellgruppe entsteht hierauf die Sproßscheitelzelle, indem eine Zelle sich vergrößert und zwei Teilungen erfährt (Fig. 21 *a a*, *b b*), die ihr die gewöhnliche charakteristische Gestalt geben.

Es scheint, als ob sie nicht genau aus dem Mittelstück einer Randzelle hervorgehe, sondern eher aus einem der Konkavseite des Blattes zugekehrten Abschnitt. Seitlich vor der Scheitelgruppe sehen wir schon die erste Blattanlage. Ihre Scheitelzelle ist noch nicht gebildet, wohl aber ist die Mutterzelle, aus der sie hervorgehen wird, leicht und sicher zu erkennen (Fig. 21 B_1).

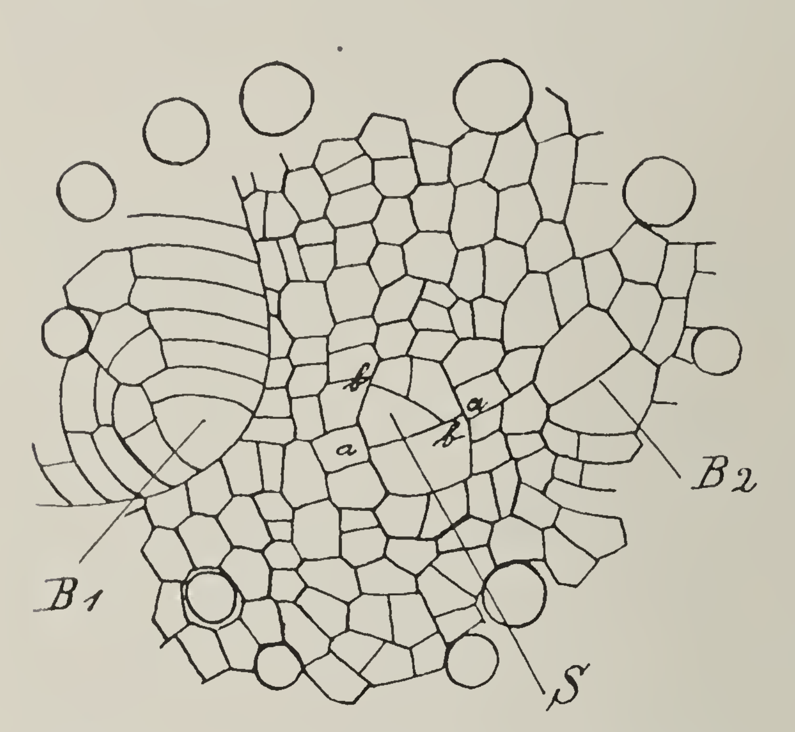


Fig. 22. Scolopendrium rhizophyllum. Knospe mit zwei Blattanlagen (B_1 und B_2), beide unabhängig vom Sproßscheitel aufgetreten. S Stammscheitelzelle.

Ein ähnliches Stadium haben wir in Fig. 22. Die Scheitelzelle scheint eher etwas jünger zu sein als in Fig. 21, denn ihre Schwesterzelle ist noch nicht so weit herangewachsen und geteilt, wie dort.

Dagegen ist hier die erste Blattanlage viel stärker entwickelt. Sie ist möglicherweise angelegt worden, ehe die Sproßscheitelzelle gebildet war, was uns ja nicht befremden würde, da wir einen ähnlichen Fall in Aneimia rotundifolia bereits kennen. Auch die zweite Blattanlage ist erkennbar als kleiner Zellhöcker mit zwei auffallend großen Zellen, von denen die eine wohl zur Scheitelzelle wird. Wir sehen also, daß auch bei Scolopendrium rhizophyllum die ersten Blätter nicht aus Segmenten der Sproßscheitelzelle, sondern aus dem meristematischen Gewebe in der Nähe des sich bildenden Sproßscheitels entspringen. An der zuletzt geschilderten Knospe sind es zwei. Ein drittes müßte hier wohl aus einem Segment der Scheitelzelle hervorgehen, da das zweite Blatt schon so geringen Abstand von ihr hat. Es sind aber sicher auch Variationen möglich je nach der Stärke der Knospen. Die ersten Wurzeln entstehen endogen auf der Vorder- und Unterseite des Köpfchens.

Da die Knospen von Scolopendrium rhizophyllum von den Blättern gleich bei deren Abrollung auf den Boden getragen werden, entwickeln sie sich sogleich weiter. Sie treiben aber nicht sofort wieder ein knospendes Blatt, wie man aus der Darstellung von Campbell schließen müßte, sondern an all den jungen Pflänzchen, die ich aus Knospen hervorgehen sah, wurde zuerst eine ganze Anzahl von Primärblättern

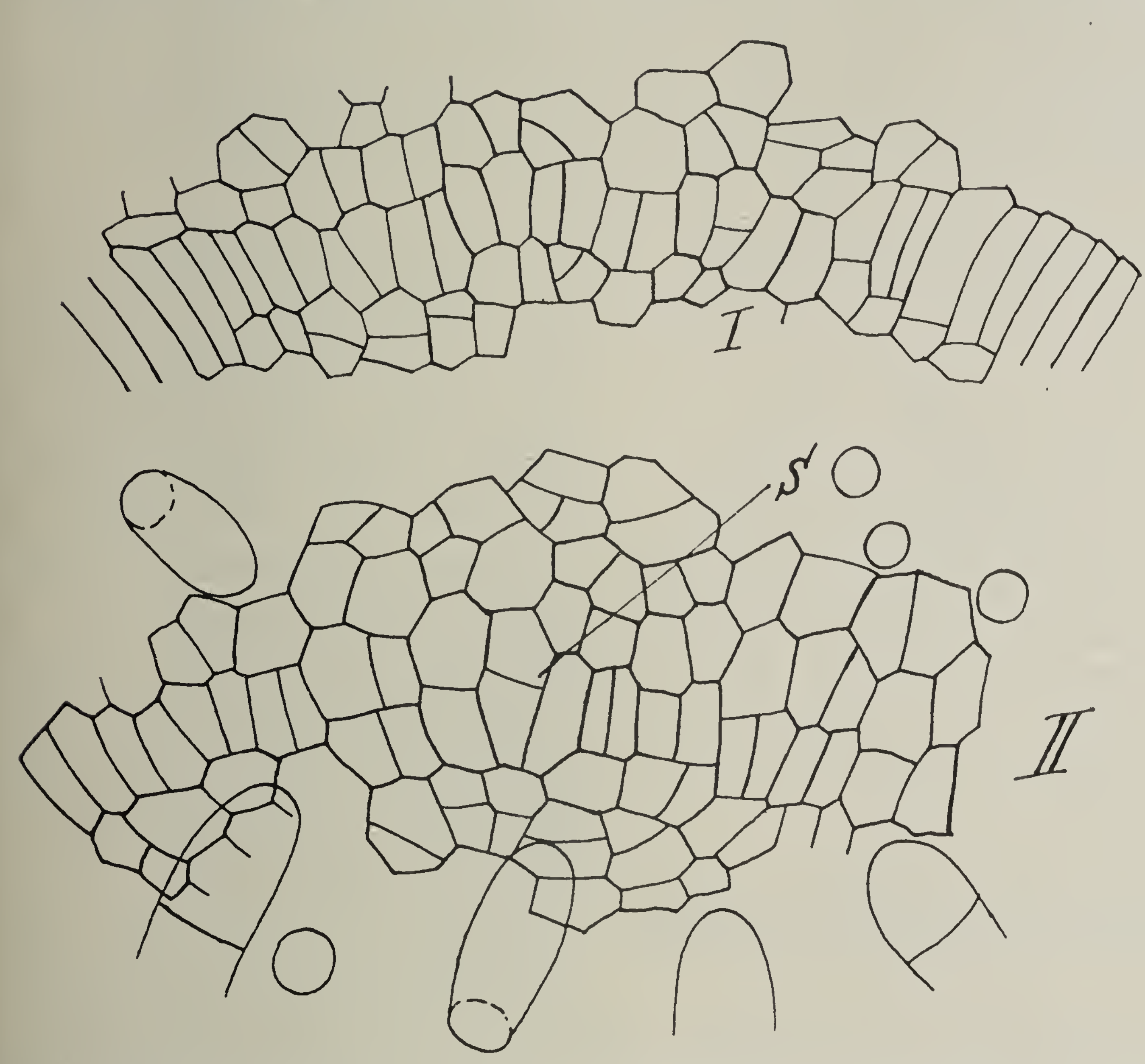


Fig. 23. Fadyenia prolifera. *I* Beginn der Knospenanlage. Randzellreihe noch nicht völlig aufgeteilt. *II* etwas älteres Stadium. Der flache Knospenhöcker deutlich vorgewölbt. Scheitelzelle noch nicht gebildet. *S* höchster Punkt des Höckers.

gebildet, die sukzessive größer wurden, an denen aber keine Verlängerung der Rhachis und keine Knospung eintrat. Erst wenn die Pflänzchen etwas erstarkt waren, gingen sie zur vegetativen Vermehrung über, ein Verhalten, dem wir bei anderen Farnen noch mehrmals begegnen werden. Die knospenden Blätter sind sehr häufig auch fertil.

Bei Fadyenia prolifera hingegen stehen die Sporophylle vollkommen aufrecht und bilden keine Knospen, was ja auch nutzlos wäre, da dieselben den Boden nicht erreichen könnten und darum zugrunde gehen müßten. Die sterilen Blätter aber entwickeln am Ende der Mittelrippe eine Knospe. Sie sind jedoch nicht schlank und biegsam

wie die von Scolopendrium rhizophyllum, sondern von der Basis bis zur Spitze ziemlich breit und von derb krautiger Textur. Dennoch erreichen die Knospen das Substrat ebenso sicher, wie die von Scolopendrium rhizophyllum, da die Blätter sich dem Boden dicht anschmiegen. Die beiden Aufgaben der Sporenbildung und der Adventivknospenbildung sind also hier auf Blätter von verschiedener Art und Stellung verteilt. Die Sporophylle haben entweder nie Knospen gebildet oder diese Funktion aufgegeben, da sie sich nicht mit ihrer Hauptaufgabe vertrug. Für die Verbreitung der Sporen ist gewiß ihre aufrechte Stellung von Vorteil, während sie für Knospen am ungünstigsten ist.

Die Blätter zeigen auch bei Fadyenia prolifera schon an ganz jungen Stadien Randwachstum an ihrer Spitze. Der Scheitel ist hier bedeutend breiter als bei Scolopendrium rhizophyllum und nimmt deshalb bei der Knospenbildung nicht die Gestalt eines Köpfchens an, sondern verdickt sich besonders in der Mitte. Die Randzellreihe, die an jungen Knospenstadien ebenfalls auf die Oberseite verlagert ist, läßt sich, wie Fig. 23 *I* zeigt, deutlich verfolgen, wird dann in ihrer Mitte, wo sich eine flache Erhöhung bildet (Fig. 23 *II*), zuerst aufgeteilt und bald wird aus der am höchsten liegenden Zellgruppe die Sproßscheitelzelle in bekannter Weise ausgeschnitten (Fig. 24). Die Entstehung der ersten Blätter und Wurzeln wurde nicht beobachtet, doch besteht kein Grund anzunehmen, daß sie in wesentlich anderer Weise erfolge, als bei den genauer untersuchten Farnen. Da die knospenden Blätter bei dieser Pflanze nicht in gewöhnlicher Weise verlängert sind, wird auch die Spreite nicht durch die Knospenanlage in ihrer Ausbildung beeinflußt. Ihre beiden Hälften entwickeln sich bis in die unmittelbare Nähe der Knospe sehr kräftig, so daß diese oft zuletzt sogar in einer tiefen Bucht zwischen den beiden Flügeln sitzt.



Fig. 24. Fadyenia prolifera. Scheitelgruppe einer jungen Knospe mit Scheitelzelle *S*.

Trichomanes pinnatum Hedw.

In ganz anderer Weise erfolgt die Anlage der Adventivknospen bei Trichomanes pinnatum Hedw. Die Spindel der einfach gefiederten Blätter setzt sich hier oft bis zu außerordentlicher Länge über die

Fiedern hinaus fort und erzeugt Knospen in großer Zahl (Fig. 46). Prantl[15]) sagt von ihnen: „Sie nehmen hier (am oberen Teile der Blattspindel) dieselbe Stellung ein, wie an den unteren Teilen die Seitenfiedern, die ihrerseits dem oberen Teile fehlen. Auch der Anschluß des Stranges der Adventivknospen an den der Spindel findet ebenso statt, wie von den Seitenfiedern.“ Diese Angabe entspricht vollkommen den Tatsachen, und es kommt nicht selten vor, daß nach erfolgter Anlage einer oder mehrerer Knospen, die genau wie die Fiedern zu beiden Seiten der Rhachis stehen und regelmäßig alternieren, die nächste Knospe durch eine Fieder ersetzt ist, worauf wieder Knospen gebildet werden.

Die Entwicklungsgeschichte der Knospen konnte an dem im Münchner Kryptogamenherbar vorhandenen Material nur zum Teil verfolgt werden, da sich die älteren Stadien nicht unbeschädigt aus den verhüllenden Haaren herauspräparieren ließen.

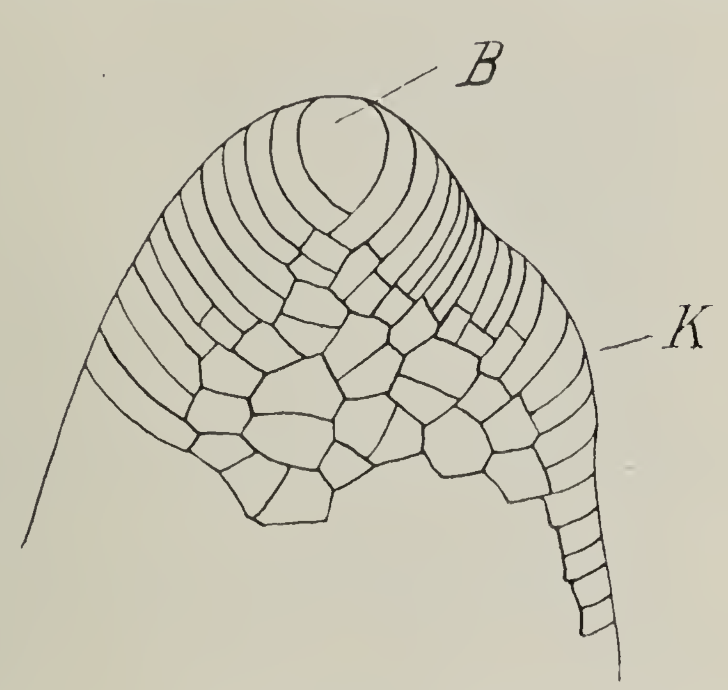


Fig. 25. Trichomanes pinnatum. Beginn der Knospenbildung aus der Randzellreihe. *K* Knospenhöcker. *B* Scheitelzelle des Mutterblattes.

Die Spitze der fortwachsenden Rhachis zeigt immer eine zweischneidige Scheitelzelle. Die jüngsten Knospenstadien sehen jungen Fiederanlagen zum Verwechseln ähnlich. Die Knospen entstehen aus den Randzellreihen, die an beiden Flanken der Rhachisspitze herunterlaufen. Eine kleine Gruppe von Randzellen erfährt ein gesteigertes Wachstum und wölbt sich bald deutlich vor (Fig. 25).

Die Blattspitze wird jedenfalls durch die Knospenbildung in ihrem Wachstum beeinflußt. Die Scheitelzelle segmentiert sich zwar lebhaft weiter, aber die Segmente vergrößern sich zunächst nur wenig, so daß die Blattspitze nur als ein dünner Kegel die rasch an Größe zunehmende Knospenanlage überragt und sich erst später verdickt und streckt (Fig. 26).

Die Randzellreihe teilt sich vorerst nur durch ganz regelmäßige antikline Längs- und Querwände, wobei die Mittelstücke ihre Gestalt nicht verändern. Erst wenn der Knospenhöcker nahezu seine definitive Größe erreicht hat, kommt es zur Bildung einer dreischneidigen Sproßscheitelzelle.

Die den Scheitel des Höckers einnehmende Randzelle vergrößert sich und es tritt in ihr eine antikline, schief verlaufende Querwand auf (Fig. 27 *a a*), der sich bald in der größeren der beiden entstandenen Zellen eine entgegengesetzt schiefe ansetzt.

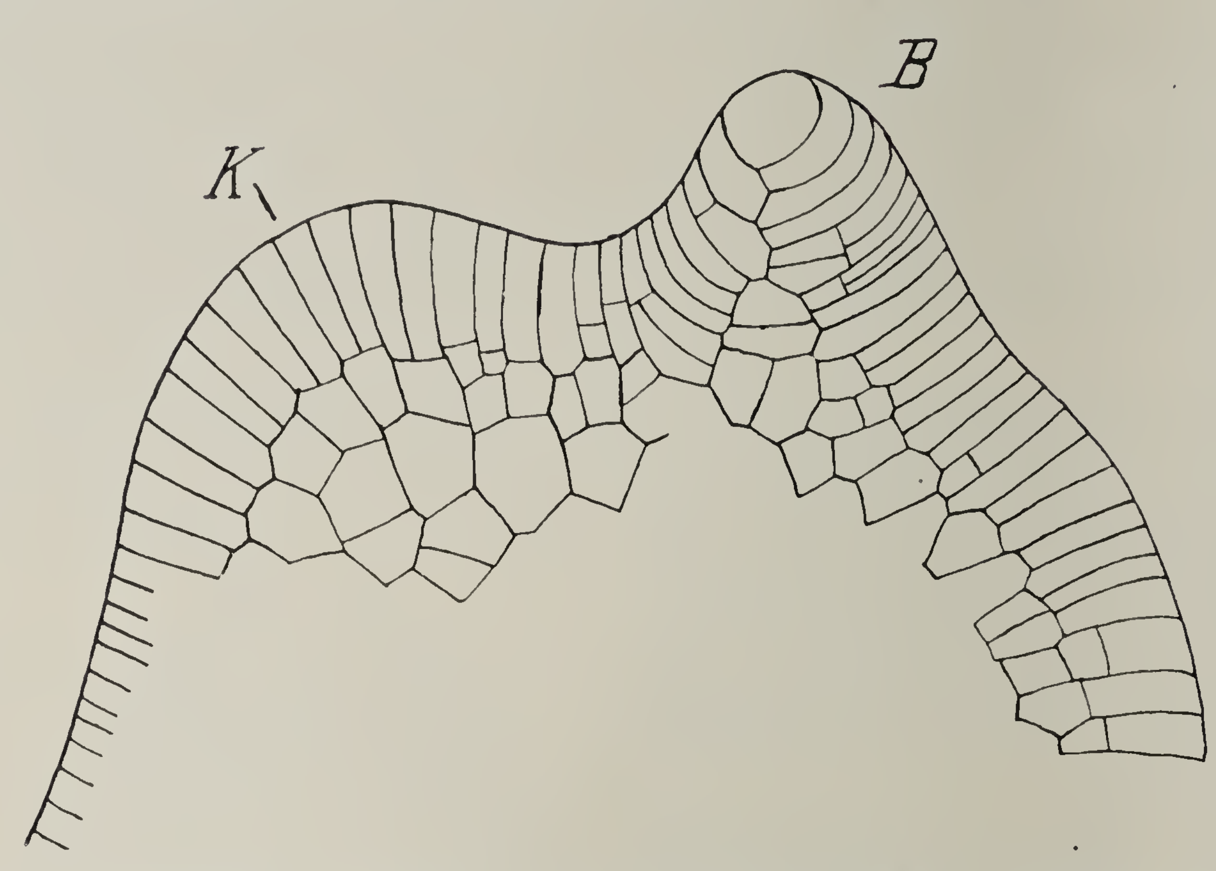


Fig. 26. Trichomanes pinnatum. *K* junge Knospenanlage. Randzellreihe immer noch unverändert über den Höcker weglaufend. *B* fortwachsende Spitze des Mutterblattes.

Durch diese neue Wand (*b b*) wird die Scheitelzelle herausgeschnitten. In der Abbildung ist schon eine weitere Teilung zu sehen

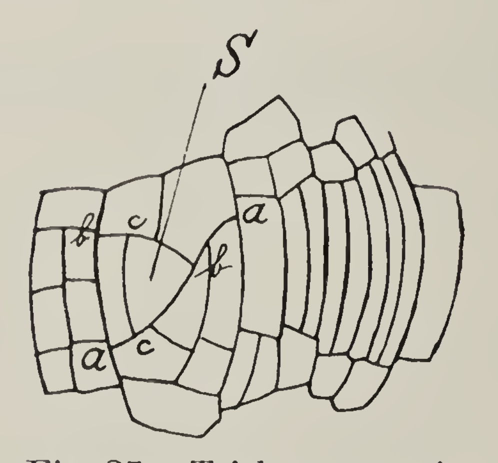


Fig. 27. Trichomanes pinnatum. Knospenscheitel. Durch die Wände *a a* und *b b* ist die Scheitelzelle *S* aus einer Randzelle ausgeschnitten. *c c* erste Segmentwand.

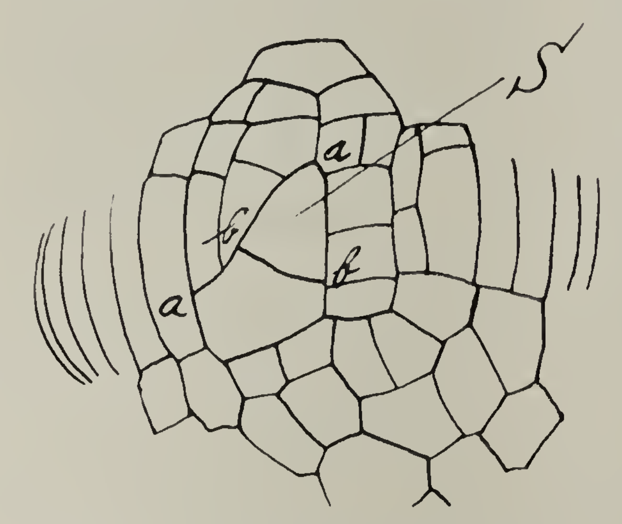


Fig. 28. Trichomanes pinnatum. Nächstältere Knospe vom gleichen Blatte wie Fig. 27. Die Scheitelzelle hat noch kein Segment abgegeben. Bezeichnung wie 27.

(*c c*), durch die ein erstes Segment entstanden ist. Fig. 28 stellt die nächst ältere Knospe des gleichen Blattes dar; doch sehen wir an dieser erst die Scheitelzelle gebildet und noch kein Segment abgegeben.

Die Knospen scheinen ungefähr in diesem Zustand in ein Ruhestadium einzutreten, wenn sie nicht mit dem Substrat in Berührung kommen. Da aber die langen Peitschen an den biegsamen Wedeln meist auf die Erde niederhängen und an deren Oberfläche hinkriechen, können viele Knospen gleich austreiben und entwickeln sich rasch zu jungen Pflänzchen. Zwischenstadien sind darum nur selten zu finden und aus diesem Grunde konnte nicht festgestellt werden, wo das erste Blatt auftritt. Die Zahl der an einer Rhachis entstehenden Knospen ist verschieden, beträgt aber an größeren Blättern oft 12—15. Die Pflanze besitzt also in ihren Knospen ein wirksames Mittel zur vegetativen Vermehrung, wenn auch meist nicht alle der angelegten Knospen zur Weiterentwicklung gelangen.



Fig. 29. Asplenium obtusilobum. Ausläufer mit sieben Knospen, von der Mutterpflanze abgetrennt. Die ältesten Knospen haben schon mehrere Laubblätter aber noch keine Ausläuferblätter getrieben.

Asplenium obtusilobum Hk.

Eine der interessantesten und auffallendsten Formen der vegetativen Vermehrung finden wir bei Asplenium obtusilobum Hk., einem kleinen zierlichen Farne der Darea-Gruppe, der zuerst auf den Inseln Tanna und Aneityum (Neu-Hebriden) gesammelt wurde und in den Gewächshäusern des hiesigen bot. Gartens kultiviert wird.

Hier werden nämlich eigenartige, grüne Ausläufer gebildet, die nacheinander in regelmäßigen Abständen von einigen Zentimetern mehrere Knospen hervorbringen können, während sie an der Spitze weiterwachsen (Fig. 29).

Schon Hooker[5]) bildete diese seltsame Asplenium-Art ab und betrachtete die Ausläufer als Wurzeln („radice fibrosa stolonifera“).

Sonst scheint das kleine Pflänzchen der Aufmerksamkeit der Botaniker ganz entgangen zu sein, bis Goebel[49]) auf dasselbe hinwies und zeigte, daß wir es hier nicht mit Wurzel- oder Sproß-Ausläufern, sondern mit Blättern zu tun haben, die ihre Spreite nicht ausbilden und zu Ausläufern geworden sind. Die Arbeitsteilung, welche wir schon bei Asplenium prolongatum Hk. in verschiedenen Abstufungen eintreten sahen, hat also hier ihr höchstes Maß erreicht. Die gewöhnlichen Blätter sind normale gefiederte Laubblätter mit einer Endfieder und ohne Adventivknospen; sie besorgen die Assimilation und die Sporenbildung und stehen aufrecht. Die Ausläuferblätter hingegen tragen keine Fiedern, sondern es wird bei ihnen nur die Spindel ausgebildet, ohne jede Andeutung einer Spreite. Sie können also für die Assimilation kaum mehr wesentlich in Betracht kommen und an der Sporenbildung überhaupt nicht teilnehmen. Ihre einzige Aufgabe ist die vegetative Vermehrung der Pflanze durch Adventivknospen, die sie in ausgiebiger Weise vollziehen, indem jeder Ausläufer 3—6 oder mehr Knospen produzieren kann.



Fig. 30. Asplenium obtusilobum. Ausläuferblätter, die zuerst eine Anzahl Fiedern gebildet haben und dann fiederlos weiter gewachsen sind.

Die Ausläufer neigen sich, sobald sie eine gewisse Länge erreicht haben, zur Erde, auf der sie weithin kriechen. Die Knospen kommen so mit dem Boden in Berührung und wachsen sofort zu selbständigen Pflänzchen heran.

Die beiden Blattformen werden von der Pflanze in periodischem Wechsel hervorgebracht und zwar in einer Vegetationsperiode immer zuerst eine Anzahl Laubblätter und darauf sogleich einige Ausläufer-

blätter. Deren erstes trägt nicht selten noch einige Fiedern und stellt also eine Übergangsform dar. Eine solche wurde bereits von Hooker[5]) abgebildet, nämlich ein Ausläufer mit einer einzigen Fieder und einer Knospe, über der dann das fortwachsende Stück abgebrochen war. Goebel[49]) fand ein Blatt, das an seiner Basis zwei Fiedern trug und an der Spitze zum Ausläufer geworden war. Auch ich fand solche Formen und zwar in großer Zahl und in allen Abstufungen (Fig. 30).

Sie scheinen an den Exemplaren, von denen ich mein Untersuchungsmaterial nahm, infolge der störenden Eingriffe häufiger aufgetreten zu sein. Rückkehr eines Ausläufers zur Laubblattform wurde dagegen nicht beobachtet.

Schon diese Übergangsformen allein beweisen die Blattnatur der Ausläufer. Dazu kommt die Übereinstimmung ihres anatomischen Baues mit dem des Blattstiels (Goebel[49]). Auch ist ihre Stellung an der Sproßachse genau die gleiche, wie die der Laubblätter; sie wachsen wie diese mit einer zweischneidigen Scheitelzelle und sind an der Spitze in gleicher Weise eingerollt. Die beiden Blattformen sind überhaupt nicht voneinander zu unterscheiden, bis die Laubblätter ihre Fiedern zu entfalten beginnen.

Zu all dem kann ich als weiteren Beweis hinzufügen, daß es mir gelungen ist, eine Blattanlage die sonst zu einem Laubblatt geworden wäre, direkt in einen Ausläufer umzuwandeln, worauf ich unten zurückkommen werde.

Es fragt sich nun, wie die Knospen an diesen Ausläufern gebildet werden, ob sie aus der Blattscheitelzelle hervorgehen, wie bei Ad. Edgeworthii, oder ob sie in der Nähe der Spitze auftreten. Im ersten Falle müßte die Fortsetzung eines Ausläufers jeweilen durch das erste Blatt der angelegten Knospe gebildet werden. Jeder Ausläufer wäre dann durch eine Verkettung von Ausläuferblättern entstanden, wie die bei Asplenium prolongatum beschriebenen, und würde also ein Blattsympodium darstellen. Im zweiten Falle könnte der Ausläufer an seiner Spitze ungestört weiter wachsen und wäre ein Monopodium. Mir schien das erste zunächst wahrscheinlicher und auch Goebel[49]) hatte die Ausläufer so aufgefaßt, ohne jedoch die Frage bestimmt zu entscheiden, da er die feineren Entwicklungsvorgänge nicht untersucht hatte.

Ich begann darum nach den ersten Teilungsstadien in der Blattscheitelzelle zu suchen, aber umsonst. An über 80 untersuchten Spitzen von Ausläuferblättern fand ich keinen einzigen Scheitel, der ein ähnliches Bild gegeben hätte, wie die ersten Stadien der Knospen von

Adiantum Edgeworthii. Es war vielmehr fast ausnahmslos eine ungestörte zweischneidige Blattscheitelzelle vorhanden.*)

Ich habe daraus die Überzeugung gewonnen, daß hier nicht der Blattscheitel zum Sproßscheitel wird, sondern daß vielmehr das Ausläuferblatt unausgesetzt weiter wächst, während die Knospen unmittelbar hinter seiner Spitze auf der Oberseite in regelmäßigen Abständen gebildet werden. Man findet die jungen Knospenanlagen am sichersten, wenn man eine freipräparierte Ausläuferspitze von der Seite betrachtet. Die Stelle, an der sich eine Knospe zu bilden anfängt, wölbt sich nämlich ein wenig über die Umgebung vor. Dadurch wird die sonst durchaus regelmäßige Linie, welche die schneckenförmig eingerollte Blattspitze auf der Oberseite (Konkavseite) begrenzt, unterbrochen. Da die Blattoberseite und die Oberfläche der jungen Knospenanlage in entgegengesetztem Sinne gewölbt sind und sich auch die geringste Störung im Verlauf dieser Schneckenlinie sofort bemerkbar macht, fällt es nicht schwer, die ersten Anfänge der Knospenbildung aufzufinden. Fig. 31 stellt die jüngste Knospenanlage dar, die ich mit Bestimmtheit als solche erkennen konnte.

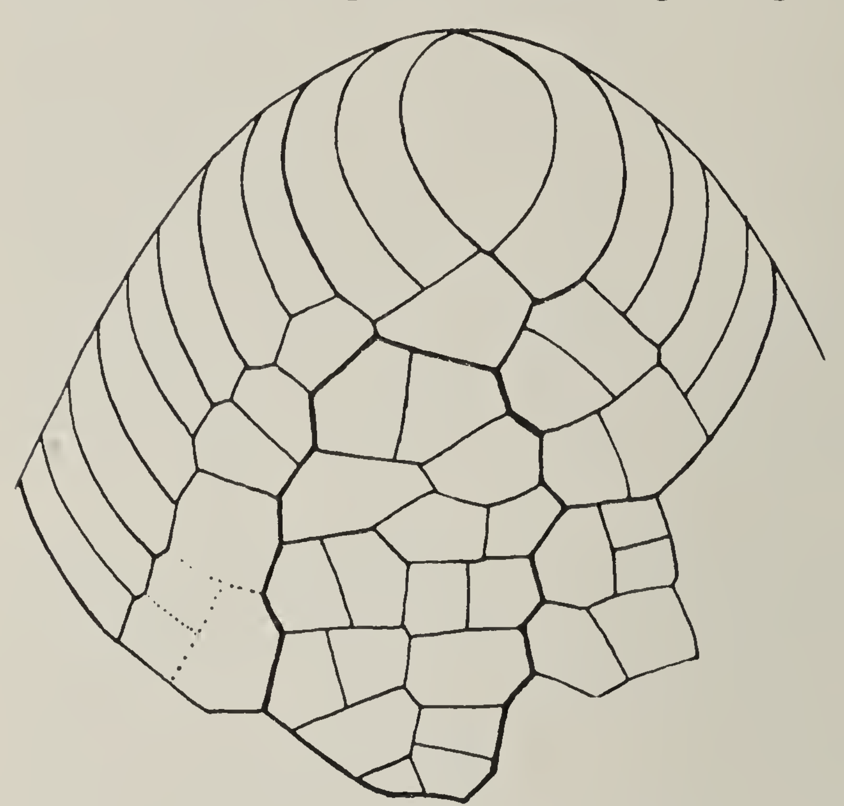


Fig. 31. Asplenium obtusilobum. Beginn der Knospenbildung. Die sich vorwölbende Zellgruppe stärker eingefaßt. *B* Scheitelzelle des Mutterblattes.

Die Hervorwölbung der in Frage kommenden Zellgruppe ist hier aber noch sehr gering, so daß schon einige Übung dazu gehört, den Unterschied gegenüber einer unveränderten Blattspitze zu erkennen; aber das ganze Ende des Ausläuferblattes erscheint etwas verdickt, da auch auf der konvexen Unterseite des Ausläufers, genau dem Orte der Knospenbildung gegenüber, eine Stelle sich schwach vorzuwölben beginnt und die Anlage der ersten Wurzel verrät.

Die vorgewölbte Zellgruppe der Blattoberseite erscheint in der Flächenansicht ziemlich scharf umschrieben und gehört, wie aus der

---

*) Auf die wenigen beobachteten unwesentlichen Unregelmäßigkeiten kommen wir nachher zu sprechen.

Figur zu erkennen ist, dem viertletzten der von der Blattscheitelzelle abgegebenen Segmente an. Die einzelnen Segmente, von denen jedes zur doppelten Größe des nächst jüngeren herangewachsen ist, sind leicht zu erkennen und vollkommen normal, woraus sich ergibt, daß die Scheitelzelle nie aufgehört hat, sich regelmäßig zu segmentieren, die fragliche Zellgruppe also nicht direkt aus ihr hervorgegangen sein kann, etwa durch vorübergehende Aufteilung, sondern einem Segmente entstammt. Eine Knospenscheitelzelle ist noch nicht gebildet; die Zellen der jungen Anlage sind vielmehr ganz unregelmäßig gestaltet, wie es sich eben durch Teilung des Segmentabschnittes ergab. Allerdings ist darunter auch eine dreiseitige Zelle vorhanden, die man bei oberflächlicher Betrachtung wohl für eine Sproßscheitelzelle halten könnte; aber sie hat nur zufällig diese Form erhalten und ist, wie sich aus der Seitenansicht ergab, nicht dreiseitig-pyramidal, sondern prismatisch. Wenn die Sproßscheitelzelle wirklich so früh schon auftreten würde, so müßte sie sich auf allen älteren Stadien wieder finden lassen. Meine Untersuchungen haben aber ergeben, daß selbst an beträchtlich weiter entwickelten Knospenanlagen eine Sproßscheitelzelle noch nicht gebildet ist.

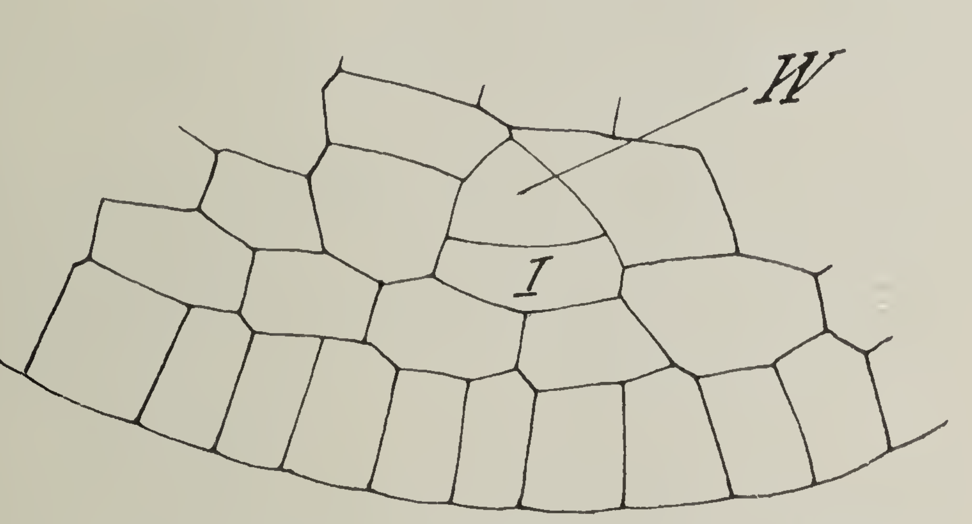


Fig. 32. Asplenium obtusilobum. Erste Wurzelanlage des in Fig. 31 dargestellten Knospenstadiums. *W* Scheitelzelle der Wurzel. *I* erstes Haubensegment.

Es ist also an dieser Knospenanlage noch keinerlei Gliederung vorhanden und man könnte darum überhaupt bezweifeln, ob dieser kaum erkennbare Gewebehöcker den Anfang einer Knospe bilde, wenn ich nicht von diesem Zustand an bis zur fertigen Knospe eine vollständig lückenlose Reihe aller Zwischenstufen gefunden hätte. Außerdem hat hier bereits die Anlage der ersten Wurzel begonnen. Wie schon angeführt, sehen wir dem Gewebehöcker gegenüber auf der Konvexseite des Ausläufers ebenfalls eine schwache Wölbung, die hier noch schwerer zu erkennen ist, da sie mit der Krümmung der Unterseite des Blattes gleichsinnig verläuft.

Unter ihrem höchsten Punkte liegt im Innern des Gewebes eine dreiseitig-pyramidale Zelle, die eben erst gebildet wurde, nach außen aber bereits ein flaches Segment abgegeben hat. Es ist kaum zu be-

zweifeln, daß diese Zelle die Scheitelzelle der ersten Wurzel ist, die immer an dieser Stelle entsteht, und daß die nach außen abgegebene Zelle das erste Haubensegment darstellt. Die Zellgruppe (Fig. 32) wurde im optischen Längsschnitt mit dem Prisma gezeichnet und zwar von beiden Seiten und es ergab sich beide Male genau dasselbe Bild, so daß eine Täuschung ausgeschlossen ist. Die junge Wurzelanlage ist nach außen noch von zwei Zelllagen überdeckt; sie ist also in der dritten Zelllage entstanden.

An den Flanken des Ausläufers stehen schon bei diesem Knospenstadium einige Papillen. Sie bilden sich zuerst zu beiden Seiten des

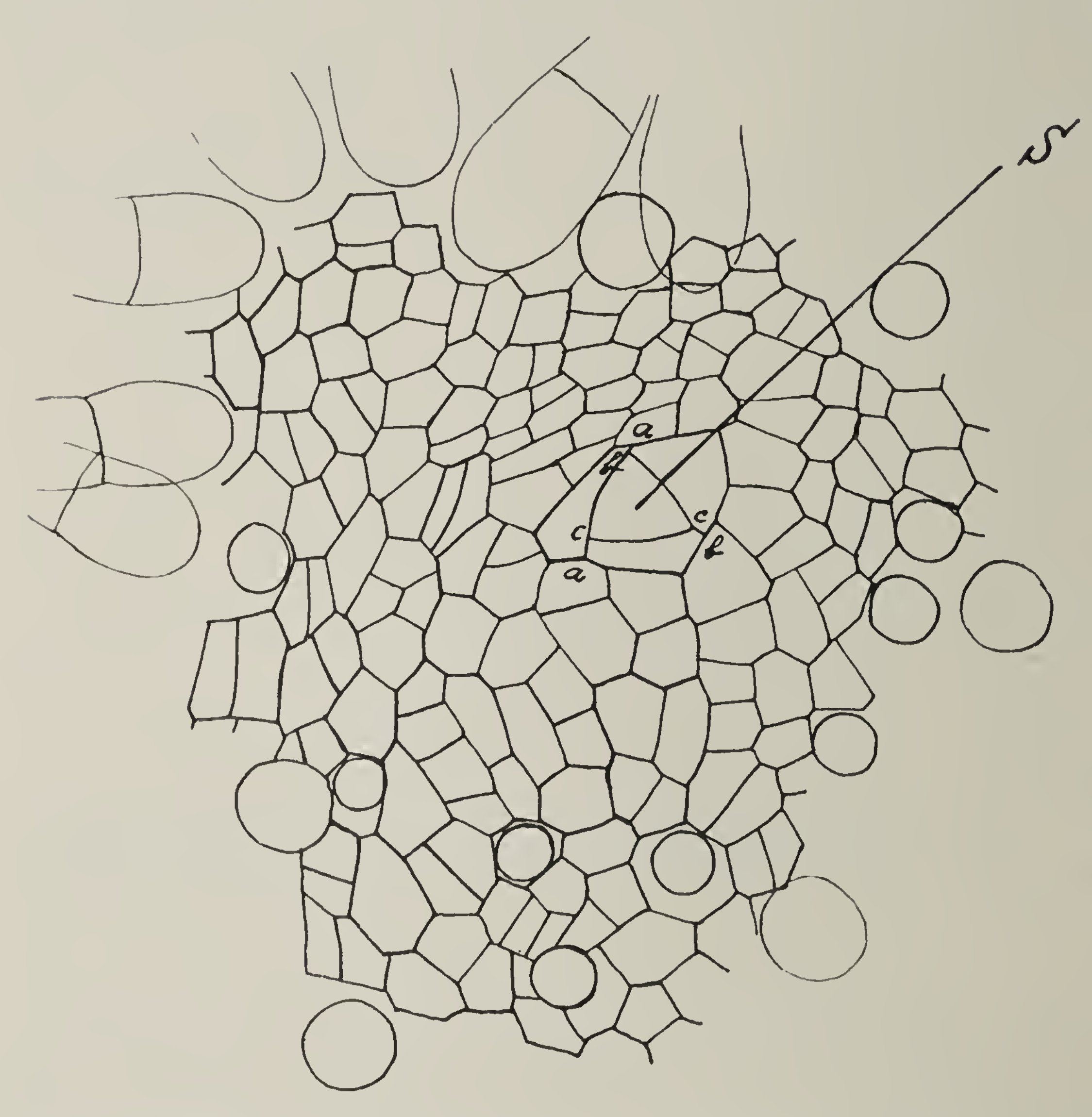


Fig. 33. Asplenium obtusilobum. Junge Knospe mit eben erst gebildeter Scheitelzelle *S*. Die Kreise sind die Ansatzstellen der jüngsten Haare am Knospenscheitel.

Gewebehöckers der Oberseite, krümmen sich von Anfang an seinem höchsten Punkte zu und werden nachher zu mehrzelligen Haaren mit keulenförmiger Endzelle.

Die nächst älteren Knospenstadien zeigen nicht viel Neues. Die Blattscheitelzelle hat inzwischen neue Segmente abgegeben, und die Knospenanlage ist darum weiter von ihr entfernt. Der Gewebehöcker ist etwas größer geworden und seine Umrisse haben sich verwischt. Es läßt sich darum nicht mit voller Sicherheit feststellen, ob die Anlage einem einzigen Segment entstammt oder auch auf benachbarte übergreift. Dies scheint aber das Wahrscheinlichere zu sein. Die jungen

Haare zu beiden Seiten der Knospenanlage haben sich vergrößert und es treten nun auch auf der Oberseite des Ausläufers unmittelbar vor und hinter dem Höcker welche auf, so daß dieser bald von einem Kranze von kleineren und größeren Papillen umgeben ist, die alle nach dem zukünftigen Sproßscheitel hinweisen. Eine Sproßscheitelzelle und Blattanlagen sind noch nicht vorhanden, doch erscheinen die Zellen, die den höchsten Punkt der Wölbung einnehmen, in der Richtung der Wachstumsachse der Wucherung gestreckt.

Die Anschwellung auf der Konvexseite des Ausläufers, welche die Wurzelanlage enthält, ist viel stärker geworden; sie wächst bedeutend rascher als der Sproßhöcker. Die beiden die Anlage bedeckenden Zellschichten wachsen ziemlich lange mit und werden von der jungen Wurzel verhältnismäßig spät durchbrochen. Diese wird also von ihnen schützend umhüllt, bis sie soweit erstarkt ist, daß durch die Wurzelhaube ihre jüngsten Partien genügend gegen Schädigungen gesichert sind. Die Epidermis trägt auch über der Wurzelanlage zahlreiche Haare.

Erst wenn der fortwachsende Ausläufer sich bald wieder anschickt, eine neue Knospe anzulegen, kommt es endlich am Gewebehöcker auf der Oberseite des Ausläuferblattes zur Bildung einer Sproßscheitelzelle. Eines der jüngsten Stadien mit deutlicher dreiseitig-pyramidaler Scheitelzelle ist in Fig. 33 abgebildet.

Auf dem Gewebehöcker sitzt hier eine Zellgruppe, die sofort auffällt: aus einer in der Flächenansicht polygonalen Zelle ist durch die drei Wände *aa, bb* und *cc* eine Zelle mit dreieckiger Außenfläche herausgeschnitten worden, die noch keine weiteren Teilungen erfahren hat. Diese Zelle nimmt genau den höchsten Punkt der Wölbung ein. Die jüngsten Haare, von denen in der Figur nur die Ansatzstellen angegeben sind, sprossen alle in ungefähr gleicher Entfernung von ihr aus dem Zellhöcker hervor. Die älteren Haare, die nicht gezeichnet sind, da sie zum größten Teil wegpräpariert werden mußten, um das Zellnetz sichtbar zu machen, kreuzten sich alle über dieser Zellgruppe, sofern sie nicht in ihrer natürlichen Lagerung gestört waren. Die dreieckige Zelle zeichnet sich durch ihre Größe vor allen anderen aus und hat die charakteristische dreiseitig-pyramidale Gestalt, die nur den Sproßscheitelzellen zukommt. Es ist also ganz zweifellos, daß dies die Sproßscheitelzelle der jungen Knospe ist, die durch die drei bezeichneten Teilungswände soeben aus einer gewöhnlichen Zelle auf dem Scheitel des Höckers herausgeschnitten wurde und noch kein Segment abgegeben hat, seit sie ihre typische Form annahm.

Eine ungefähr gleich weit entwickelte Knospe stellt Fig. 34 dar. Die Zeichnung ist nach einem Präparat gemacht, an welchem sich die Stelle, an der sich die Scheitelzelle befinden mußte, aus der Anordnung und Lagerung der Haare mit mathematischer Genauigkeit bestimmen ließ. Wirklich fand sich an dem fraglichen Punkte eine dreischneidige Zelle, die durch ihre Größe, sowie durch die Größe des Zellkerns sofort auffiel. Sie und die ganze Gruppe, der sie angehört und die den Scheitel des Knospenhöckers einnimmt, waren durch einen viel dichteren Inhalt ausgezeichnet, der sich mit den Aufhellungsmitteln nur unvollkommen entfernen ließ.

Auch hier ist die Scheitelzelle aus einer von der Fläche betrachtet polygonalen Zelle herausgeschnitten worden und zwar durch die Wände *aa* und *bb*. Die beiden Stücke, die dabei übrig blieben, haben bereits eine weitere Teilung erfahren, während die Scheitelzelle selber auch in diesem Falle noch kein Segment abgegeben hat.

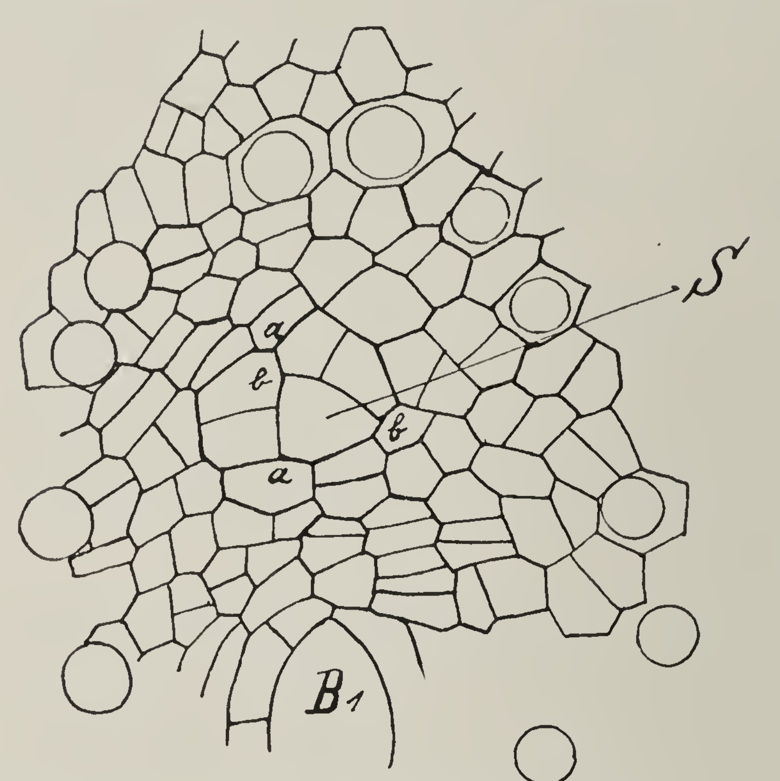


Fig. 34. Asplenium obtusilobum. Knospe mit durch die Wände *aa* und *bb* ausgeschnittener Sproßscheitelzelle *S* und der ersten Blattanlage B_1.

In geringer Entfernung von der Sproßscheitelzelle sehen wir bereits die erste Blattanlage (B_1), die bei der Präparation zum Teil beschädigt wurde und darum nicht vollständig gezeichnet werden konnte. Sie kann nach dem Vorangegangenen unmöglich aus einem Segment der Sproßscheitelzelle hervorgegangen sein, sondern ist einfach in der Nähe der Stelle, wo diese sich bildete, aus dem meristematischen Komplex hervorgesproßt.

Man könnte nun einwenden, es seien vielleicht doch bereits Segmente vorhanden, aber durch die in ihnen eingetretenen Teilungen so verzerrt, daß man sie nicht mehr nachweisen kann. Dem müßte ich aber entgegenhalten, daß ich bei der Knospe von Asplenium obtusilobum überall, wo eine Scheitelzelle schon längere Zeit in Tätigkeit war, mindestens drei, meist aber vier Segmente mit voller Bestimmtheit erkennen konnte. Hier aber sind die Zellen auf dem Scheitel und in seiner unmittelbaren Umgebung noch sehr deutlich zu kleinen Gruppen geordnet, indem die älteren Wände etwas stärker hervortreten als die

zuletzt entstandenen, so daß man ihre Entstehungsfolge leicht erkennen kann. Daraus ergibt sich, daß von einer starken Verzerrung keine Rede sein kann, sondern daß die Scheitelzelle tatsächlich erst durch die beiden letzten Teilungen gebildet wurde.

Das erste Blatt der Knospe entsteht also auch hier, wie bei Adiantum Edgeworthii, nicht an der Sproßachse, sondern an dem meristematischen Gewebehöcker, der den Anfang der Knospenbildung darstellt, und zwar zu einer Zeit, wo erst die Scheitelzelle des Sprosses gebildet wird. Die Bildung des Blattes wird eingeleitet durch ein stärkeres Wachstum einer Zellgruppe, in der alsbald aus einer besonders groß gewordenen Zelle eine zweischneidige Scheitelzelle ausgeschnitten wird. Die Blattscheitelzelle segmentiert sich in viel rascherem Tempo als die Knospenscheitelzelle, so daß der Blatthöcker bald die schwache Hervorwölbung des Sproßscheitels an Größe bedeutend übertrifft.

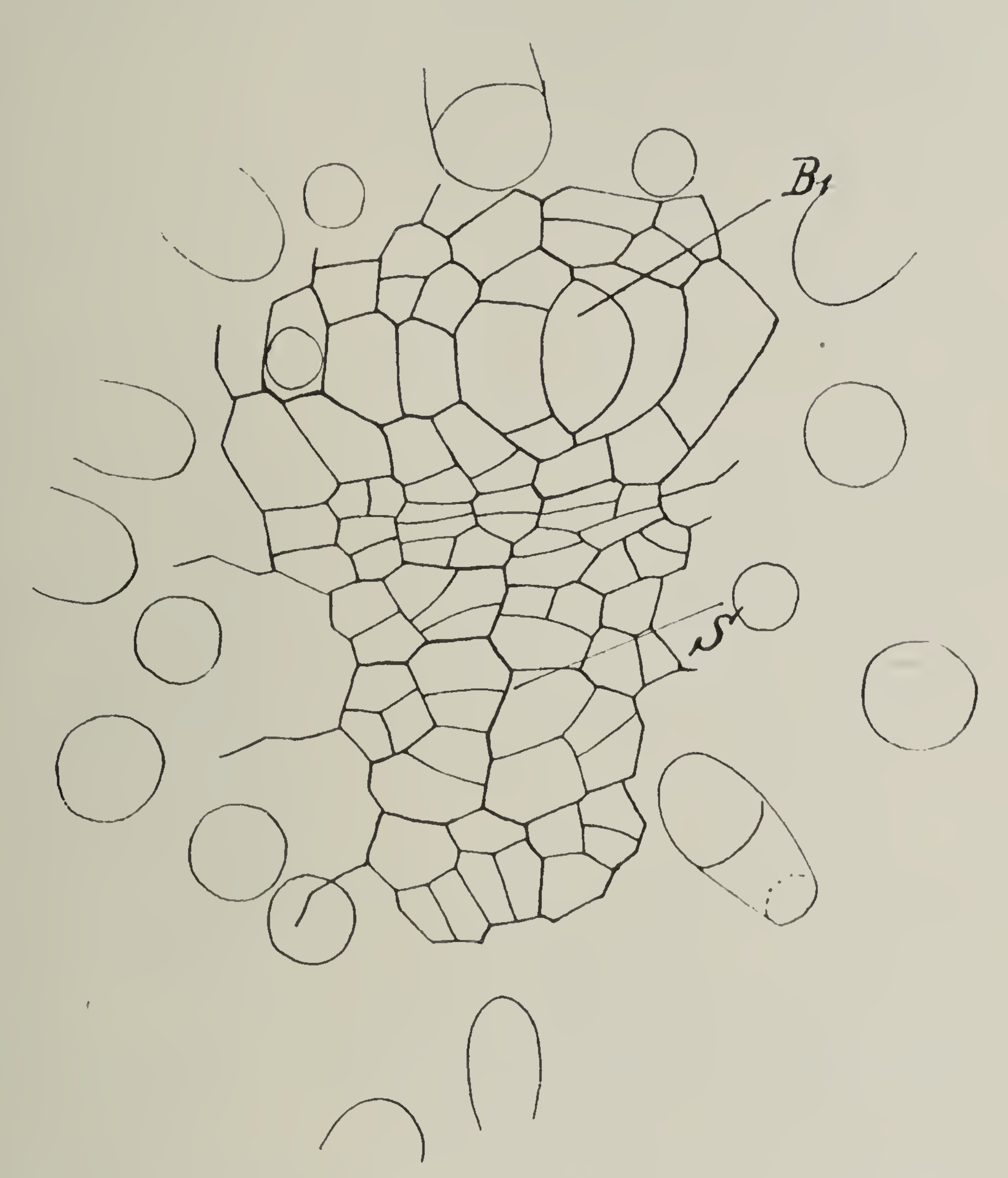


Fig. 35. Asplenium obtusilobum. Knospe mit jüngster Blattanlage B_1. S höchster Punkt des Sproßhöckers.

Die Scheitelzellen des Sprosses und des ersten Blattes scheinen ungefähr gleichzeitig angelegt zu werden. Wenn man eine größere Anzahl von Knospen dieser Entwicklungsstufe untersucht, findet man nämlich sowohl Fälle, bei denen zwar eine Sproßscheitelzelle, aber noch keine Blattanlage vorhanden ist, als auch umgekehrt solche, die eine Blattscheitelzelle zeigen, ohne daß sich eine Sproßscheitelzelle nachweisen ließe.

Das jüngste Stadium einer Blattanlage, das ich bei Asplenium obtusilobum fand, ist in Fig. 35 abgebildet.

Die zweischneidige Scheitelzelle ist vorhanden, hat aber noch keine Segmente abgegeben. Auf dem Höcker, der zur Sproßachse wird, ist bei dieser Knospenanlage eine Zelle zu sehen, die man allenfalls für die Sproßscheitelzelle nehmen könnte. Sie kann aber ebensogut nur zufällig ungefähr dreiseitige Gestalt haben; dann wäre hier noch keine dreischneidige Scheitelzelle vorhanden, und ihre Ausbildung würde erst durch die nächsten Zellteilungen erfolgen.

Ob bei Asplenium obtusilobum ein zweites Blatt in dieser Weise angelegt werden kann, möchte ich nicht entscheiden; doch scheint es mir nach dem, was ich beobachten konnte, in der Regel nicht der Fall zu sein. Fig. 36 zeigt einen Knospenscheitel mit der Anlage des zweiten Blattes, die hier im vierten Segment (von der Scheitelzelle aus gezählt) aufgetreten ist.

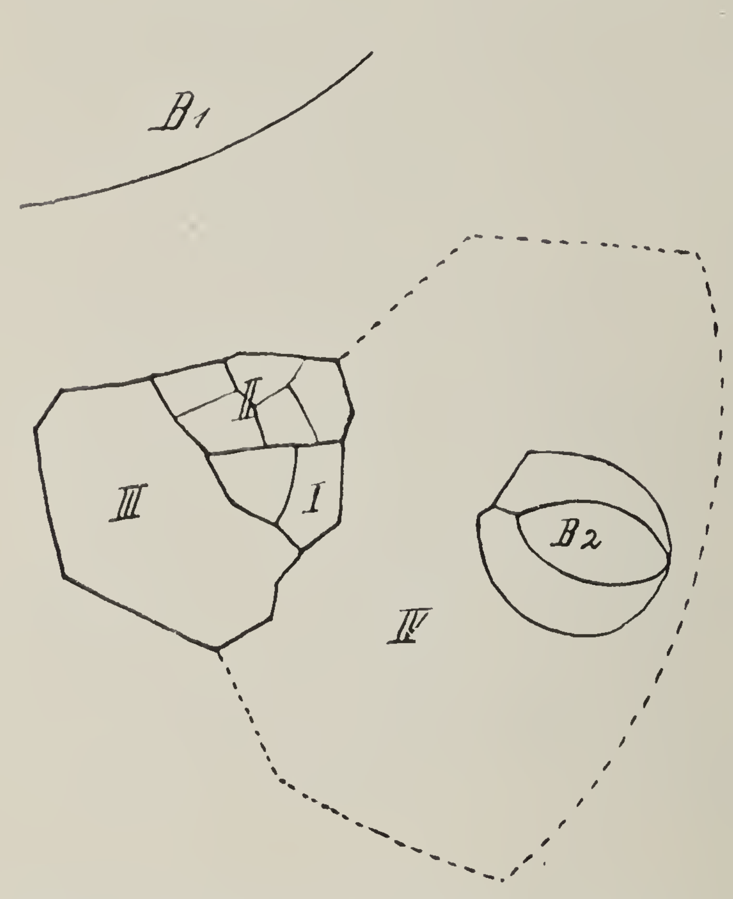


Fig. 36. Asplenium obtusilobum. Knospenscheitel mit zwei Blattanlagen, die zweite B_2 im Segment *IV*. Vom ersten Blatt (B_1) ist nur die innere Grenze angedeutet.

Die Segmente *III* und *IV* sind nur in Umrissen gezeichnet. Das erste Blatt der Knospe hatte bereits eine solche Größe erreicht, daß es nicht mehr in die Zeichnung aufgenommen werden konnte. Wie viele Segmente die Sproßscheitelzelle im ganzen schon abgegeben hatte, war nicht mehr zu erkennen. Überhaupt ist die Untersuchung um so schwieriger, je älter die Knospen werden, denn die rasch wachsenden Blattanlagen vergrößern die junge Knospe so sehr, daß das Zellnetz sich mit stärkeren Vergrößerungen nicht mehr überblicken läßt. Auch ist die Knospe in diesem Alter von einem Schopf von schützenden Paleen und Haaren mit schleimführenden keuligen Endzellen so dicht umhüllt, daß es nur selten gelingt, den Scheitel und die Blattanlagen dem Auge sichtbar zu machen, ohne sie zu verletzen. Diese Paleen und Haare haben jedenfalls hauptsächlich die Aufgabe, die zarten Gewebe des Knospenscheitels vor dem Vertrocknen zu bewahren, denn das fortwachsende Ausläuferblatt hat sich jetzt soweit abgerollt, daß die Knospe vollkommen frei liegt und also jedes anderen Schutzes entbehrt. Die dichte Bedeckung der Knospe ist um so auffallender, als sonst der ganze Ausläufer fast vollständig kahl ist und nur ganz vereinzelte

schwache Paleen trägt. Nur auf seinen beiden Seitenkanten bilden sie zwei regelmäßige Längsreihen und vermögen hier, solange der Ausläufer noch eingerollt ist, den jüngsten Teilen desselben auf den Flanken, die sonst freiliegen würden, einen nicht unbeträchtlichen Schutz zu gewähren. Während auf der Oberseite des Ausläuferblattes die junge Knospe sich in der eben geschilderten Weise weiter entwickelt, wächst auch die erste Wurzel auf der gegenüberliegenden Seite heran. Auch die Zellen des Blattparenchyms neben und hinter der Wurzelscheitelzelle, die natürlich sich alle noch im embryonalen Zustande befinden, nehmen an dem Wachstum der Wurzel teil, indem sie sich in der Wachstumsrichtung der Wurzel beträchtlich strecken und mehrfach teilen. Dadurch wird die ganze Wurzelanlage gleichsam aus dem Körper des Ausläufers hinausgerückt und sitzt nun auf einem kurzen Gewebefortsatz, den man als Rhizophor bezeichnen könnte. Dabei ist die Wurzelanlage immer noch von den Zellschichten bedeckt, von denen sie wegen ihrer endogenen Entstehung von Anfang an überlagert war, und die mit ihr im Wachstum Schritt hielten. Diese Zelllagen werden nun von der Wurzel durchbrochen und schrumpfen zu einem Kragen zusammen, aus welchem sich die kegelförmige Wurzelspitze erhebt (Fig. 37).

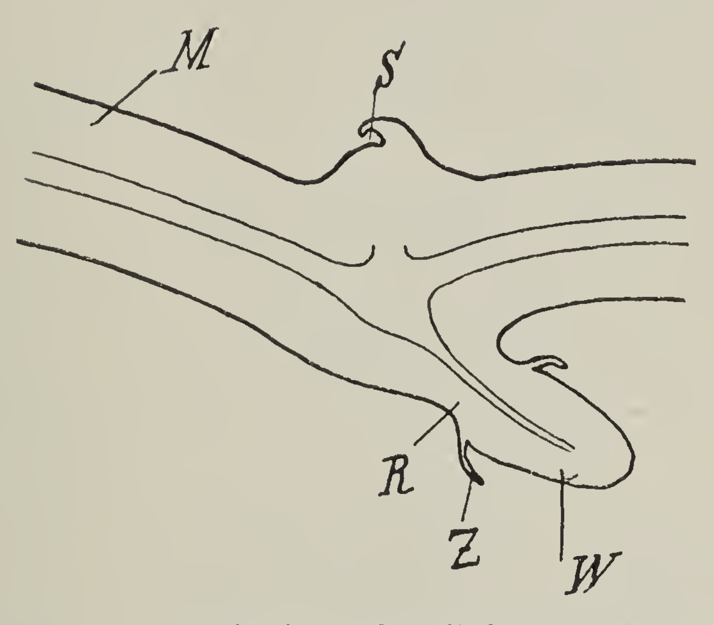


Fig. 37. Asplenium obtusilobum. Längsschnitt durch eine ältere Knospe, wobei eine Wurzel *W* getroffen ist. *R* Rhizophor. *Z* abgehobene und durchbrochene Zellschichten, die die Wurzelanlage überdeckten. *S* Knospenscheitel. *M* Mutterblatt.

Dieser Kragen bezeichnet ungefähr die Grenze zwischen dem halsförmigen Rhizophor und der eigentlichen Wurzel, die sich nun mit braunen Wurzelhaaren bedeckt, soweit sich die abgehobenen Zellschichten von ihr getrennt haben.

Zu der ersten Wurzel haben sich inzwischen weitere gesellt. Sie reihen sich ihr zu beiden Seiten an und zu der Zeit, wo das erste Blatt der Knospe erst $1/4$ mm lang ist, sehen wir auf der Unterseite schon 5—6 in einem nach rückwärts offenen Halbkreis angeordnete Wurzeln, von denen jede 1—2 mm lang und mit bräunlichen Wurzelhaaren, die sie an Länge übertreffen, dicht besetzt ist. Alle später auftretenden Wurzeln der Knospe entstehen in normaler Weise an ihrer Sproßachse.

Wenn diese Wurzeln nun mit dem Boden in Berührung kommen, so wachsen sie ungestört weiter und die Knospe treibt sogleich aus. Sonst aber vertrocknen die Wurzeln nicht selten und werden dann durch neue ersetzt, sobald die Knospe mit einem geeigneten Substrat in Berührung kommt.

Auch wenn die Knospe nicht den Boden erreicht, treibt sie oft einige Blätter, besonders nach Entfernung der Ausläuferspitze. Die Ernährung erfolgt dann also hauptsächlich von der Mutterpflanze aus.

Das Leitbündel des Ausläufers verläuft von der Basis bis zur Spitze fast ungestört und erfährt an den Stellen, wo eine Knospe sich bildet, nur eine leichte Verbiegung. Hier setzen sich zunächst einzelne kurze Tracheïden, fast rechtwinklig nach den ersten Wurzeln hin ausbiegend, an dasselbe an (Fig. 38).

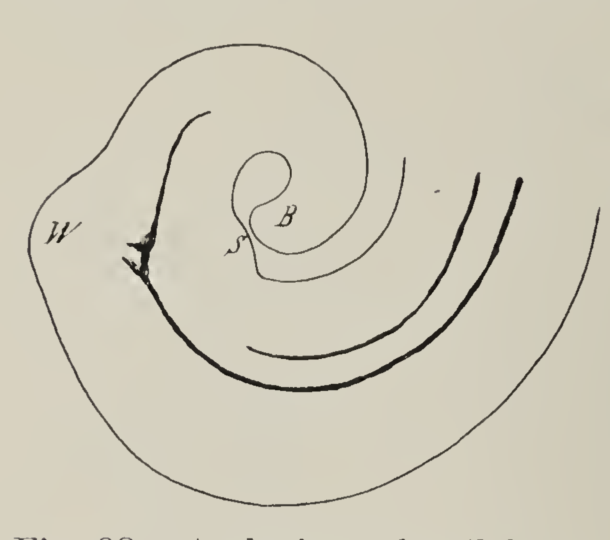


Fig. 38. Asplenium obtusilobum. Beginn der Leitbündelbildung in einer jungen Knospe. Erklärung im Text. *W* Wurzel, *S* Knospenscheitel, *B* fortwachsende Spitze des Mutterblattes.

Sie werden fortwährend vermehrt und zu den Leitbündeln der Wurzeln ergänzt. In ähnlicher Weise, aber etwas später und bedeutend langsamer entsteht das Bündel der Sproßachse der Knospe. Es setzt sich zuerst ebenfalls an das Leitbündel des Ausläufers an, wird aber nachher durch einzelne langgestreckte Tracheïden auch direckt mit den ersten Wurzeln verbunden. Das junge Pflänzchen kann darum seine Baustoffe ebensoleicht von der Mutterpflanze als aus dem Boden beziehen und wird je nach den äußeren Umständen bald die eine, bald die andere Bezugsquelle vorwiegend oder ausschließlich benützen.

Es kommt darum relativ selten vor, daß eine Knospe durch die Ungunst der Verhältnisse gänzlich am Austreiben verhindert wird. Wenn auch oft nach erfolgter Anlage der ersten Blätter und Wurzeln ein Stillstand in der Entwicklung eintritt, z. B. wegen Wassermangel, so stirbt deswegen die Knospe nicht ab, sondern wächst nach Wochen oder Monate langer Ruhe wieder weiter, sobald die äußeren Bedingungen sich bessern.

Asplenium obtusilobum besitzt darum in seinen Ausläuferblättern, von denen jedes Pflänzchen mehrere bildet und deren jedes unter normalen Umständen wohl mindestens ein halbes Dutzend Knospen absetzt, eine sehr ausgiebige und sicher funktionierende Einrichtung zur vegetativen Vermehrung. Die Ausläufer eines Pflänzchens strahlen nach

allen Richtungen aus und da jede Knospe, nachdem sie eine Anzahl Laubblätter hervorgebracht hat, auch zur Ausläuferbildung übergeht, so kann der kleine Farn mit seinen Abkömmlingen in kurzer Frist eine Fläche vollkommen bedecken.

Durch diese Art der Vermehrung ist in so vorzüglicher Weise für die Erhaltung der Art gesorgt, daß dieser Farn durchaus nicht auf die Vermehrung durch Sporen angewiesen ist. Ob eine solche dennoch in erheblichem Maße stattfindet, konnte nicht geprüft werden. An den im Gewächshaus kultivierten Exemplaren werden nur sehr wenig Sporen gebildet. Die Sori sind so kümmerlich entwickelt, daß man sie oft mit bloßem Auge kaum sehen kann; die Sporen sehen nicht normal aus und sind nicht keimfähig. Es wäre also möglich, daß hier infolge von ausschließlich vegetativer Vermehrung während langer Zeiträume eine Reduktion der Sporenbildung stattgefunden hat und daß auch die noch entwickelten Sporen ihre Keimkraft eingebüßt haben. Vielleicht

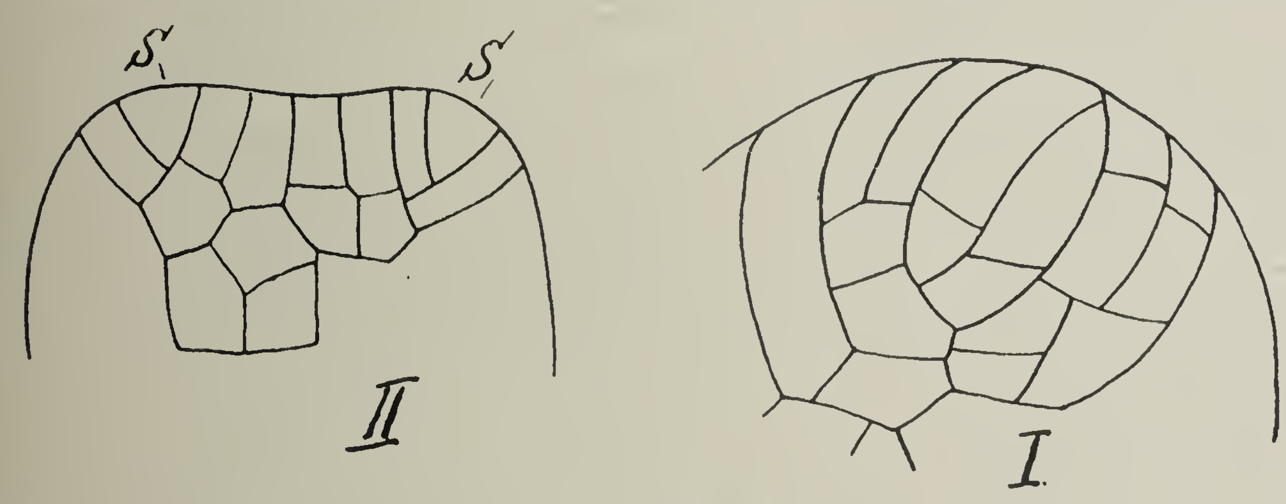


Fig. 39. Asplenium obtusilobum. *I* Unregelmäßige Teilung in der Scheitelzelle eines Blattausläufers. *II* Ausläuferspitze mit zwei zweischneidigen Scheitelzellen *S S*. Beginn einer Gabelung.

sind aber die beobachteten Tatsachen nur eine Folge der unnatürlichen Kulturbedingungen (Nepentheshaus). Um ein sicheres Urteil fällen zu können, müßte man unbedingt Material von natürlichen Standorten haben.

Es fragt sich nun noch, wie lange so ein Ausläuferblatt weiter wächst und wie es schließlich aufhört. Da die Scheitelzelle, wie wir gesehen haben, durch die Knospenbildung nicht berührt wird, so müßte es eigentlich unbegrenzt fortwachsen können. Im Gewächshaus bringen es aber die Ausläufer selten zu mehr als vier Knospen und stellen dann ihr Wachstum ein. Die einzelnen Pflänzchen stehen eben in den Töpfen so dicht, daß die Ausläufer sich nicht zu Boden senken und die Knospen sich also nicht bewurzeln können. Der Ausläufer muß darum Wasser und Nährstoffe ausschließlich von der Mutterpflanze beziehen, und seine Versorgung wird deshalb um so

schwieriger, je länger er wird. Das muß mit Notwendigkeit zum Stillstand der Entwicklung führen. Wir sehen darum die Ausläufer oft nach der dritten oder vierten Knospe noch eine Zeitlang weiter wachsen, um dann ganz unvermittelt in eine kurze Spitze zu endigen; oder sie werden nach der Anlage einer Knospe plötzlich auffallend dünn, während sie bis dahin immer die gleiche Stärke besaßen. Sie bilden noch eine ganz kümmerliche Knospe, die dann meist vertrocknet, und hören damit zu wachsen auf. Was in diesen Fällen mit der Scheitelzelle geschieht, wurde nicht untersucht. Es wäre denkbar, daß die letzte Knospe terminal entsteht und die Blattscheitelzelle dabei aufgebraucht wird; ebensogut ist es aber möglich, daß sie einfach infolge der Hemmung, die sie durch die in ihrer unmittelbaren Nähe erfolgende Anlage der letzten Knospe erfährt, ihre Segmentierung einstellt und dann vielleicht aufgeteilt wird.

Einige Unregelmäßigkeiten an Scheitelzellen, die mir bei meinen Untersuchungen auffielen, könnten in diesem Sinne ausgelegt werden, doch mögen sie vielleicht auch nur vorübergehende Störungen in der regelmäßigen Segmentierung sein. Die Spitze des Ausläufers scheint nämlich immer während der Anlage einer neuen Knospe für kurze Zeit eine Hemmung zu erleiden, wahrscheinlich infolge der teilweisen Absorption der Bildungsstoffe durch das neue Verbrauchszentrum. Dabei können wohl auch vereinzelte unregelmäßige Teilungen der Scheitelzelle vorkommen.

Ich fand eine Blattscheitelzelle, die durch eine Querteilung in zwei ungleich große dreiseitige Zellen zerlegt worden war. In zwei anderen Fällen hatte eine Segmentwand, statt parallel zu der einen Seitenwand zu verlaufen, an beide Seitenwände ansetzend, die Scheitelzelle längs halbiert und in jeder Hälfte war eine Querwand aufgetreten, wie Fig. 39 *I* zeigt. Ob in diesen drei Fällen die Scheitelzelle bei den nächsten Teilungen wieder ihre normale Gestalt angenommen hätte oder ob die Abweichungen Anzeichen des Stillstandes sind, läßt sich nicht entscheiden.

An einer vierten Blattspitze waren zwei Scheitelzellen vorhanden, beide in normaler Orientierung, aber durch einige Zellen voneinander getrennt (Fig. 39 *II*).

Hier hatte die Unregelmäßigkeit wahrscheinlich eine andere Ursache, und ich fasse diesen Zustand als den Beginn einer Gabelung auf. Allerdings beobachtete ich an den Gewächshausexemplaren von Asplenium obtusilobum keine gegabelten Ausläufer, aber, wie wir nachher sehen werden, kommen sie bei dem nahe verwandten Asplenium

Mannii vor, und auch bei Aneimia rotundifolia und Asplenium prolongatum wurden mehrere Blätter gefunden, bei denen sich die fiederlose Verlängerung der Rhachis gegabelt hatte, worauf an jeder Hälfte eine vollständig normale Knospe entstanden war.

Um festzustellen, wie lang ein Ausläufer unter günstigen Bedingungen werden kann, welche Faktoren es sind, die sein Wachstum zum Stillstand bringen und wieweit diese sich ausschalten lassen, wurden einige Versuche angestellt.

Zu diesem Zwecke wurde eine Anzahl von Exemplaren einzeln kultiviert, um ihnen eine ungestörte Entwicklung zu sichern. Vier der sich bildenden Ausläufer wurden aufrecht an Stäbe gebunden, um die Bewurzelung der Knospen zu verhindern; alle anderen wurden niedergelegt, um möglichst günstige Bedingungen für ihr Wachstum zu schaffen. Leider mußten die am längsten gewordenen im Verlauf der Versuche verpflanzt werden, was vielleicht nicht ohne ungünstige Beeinflussung der Ergebnisse abgegangen ist.

Von den vier aufrecht wachsenden Ausläufern bildete der eine drei normale Knospen, wurde dann plötzlich dünner und legte noch eine vierte, kümmerliche Knospe an. Von den drei anderen entwickelte jeder vier normale Knospen und eine verkümmerte.

Von den niedergelegten Ausläufern, deren Knospen den Boden berührten und sich darum alsbald kräftig bewurzelten, ließ ich zwei ohne jeden Eingriff sich entwickeln. Der eine erzeugte sechs Knospen und verlor dann durch einen Unfall die Spitze, der andere bildete sogar sieben und hörte dann zu wachsen auf. Sie entwickelten sich also zu bedeutenderer Länge, als die nicht wurzelnden, und es ist wohl hauptsächlich die vermehrte Wasserzufuhr durch die Wurzeln, die ihnen ein besseres Wachstum ermöglichte.

An einem weiteren Ausläufer wurden sämtliche an ihm angelegten Knospen entgipfelt, ehe sie austreiben konnten, um nicht mehrere Verbrauchsstellen für die Assimilate zu haben. Auf diese Weise mußten sämtliche vom Mutterpflänzchen her kommenden Baustoffe der Ausläuferspitze zugute kommen. Die Wurzeln der Knospen wurden stehen gelassen, um eine reichliche Wasserzufuhr zu ermöglichen. Dieser Ausläufer legte sieben Knospen an, und ich zweifle nicht daran, daß er noch weiter gewachsen wäre, da er noch keine Anzeichen beginnender Verkümmerung zeigte; aber leider verlor er seine Spitze, wahrscheinlich durch Schädlinge im Gewächshaus.

Ein anderes Ausläuferblatt suchte ich zu länger dauerndem Wachstum zu zwingen, indem ich die Mutterpflanze entgipfelte, um dem Aus-

läufer sämtliche Assimilate zuzutreiben. Es bildeten sich sieben Knospen, wovon die letzte sich nicht mehr ganz normal entwickelte.

Endlich wurde ein Ausläufer von seiner Mutterpflanze getrennt, sobald seine erste Knospe einige Blätter gebildet und sich bewurzelt hatte, um festzustellen, ob er sich dann nicht wie ein Ausläufer der ersten Knospe verhalte und auf diese Weise sich fortwährend verjüngen und zu unbegrenztem Wachstum antreiben lasse. Er entwickelte sich gut und wurde nachher von der ersten und dann von der zweiten Knospe getrennt usf. Bis jetzt wurden 13 Knospen erzielt und der Ausläufer wächst immer noch weiter, scheint aber jetzt plötzlich schwächer zu werden.

Es konnte also in keinem Falle ein unbegrenztes Wachstum eines Ausläuferblattes erzielt werden, wenn auch die Ergebnisse der Experimente es wahrscheinlich machen, daß sich die Wachstumsdauer durch geeignete Maßnahmen verlängern läßt. Mit Ausnahme des letzten Versuches ergab ja allerdings keiner der operativen Eingriffe einen wesentlichen Unterschied gegenüber den anderen wurzelnden Ausläufern; aber es ist nicht ausgeschlossen, daß eine Wiederholung der Versuche in größerem Umfang und unter günstigen Bedingungen zu besseren Resultaten führt. Bis jetzt konnte eine solche nicht vorgenommen werden, da diese Experimente immer einige Monate dauern.

An einigen Ausläufern, deren Spitze abgebrochen war, wurde im Laufe der Untersuchungen die interessante Beobachtung gemacht, daß die zuletzt angelegte Knospe durch ihre Entfernung beeinflußt wird. Während nämlich sonst jede Knospe zuerst mehrere normale Laubblätter mit zahlreichen Fiedern bildet, sich also gewissermaßen selbstständig macht, ehe sie zur Bildung von Ausläuferblättern übergeht, wird hier die erste Blattanlage zu einem Ausläuferblatt, während die folgenden zu Laubblättern werden.

Um jeden Zweifel an der Richtigkeit der Beobachtung zu beseitigen, wurde sie durch Experimente erhärtet. An Ausläufern von verschiedenem Alter wurde die fortwachsende Spitze weggeschnitten und ausnahmslos mit dem gleichen Erfolg: das erste Blatt der zuletzt angelegten Knospe wurde zu einem Ausläufer ohne Fiedern oder zu einer Übergangsform. Das erste Blatt der Knospe, das zur Zeit der Entfernung der Ausläuferspitze, wie durch Vergleich festgestellt wurde, schon als Anlage vorhanden war, und das ohne den Eingriff unter allen Umständen zu einem Laubblatt geworden wäre, hat also in allen Fällen die Funktion des verloren gegangenen Ausläuferblattes übernommen und dementsprechend eine Entwicklungsänderung erfahren. Das Laubblatt ist in

ein Ausläuferblatt umgewandelt worden. Empfängt die Laubblattanlage den Anstoß zur Entwicklungsänderung sehr früh, zu einer Zeit, wo sie noch keine Fiedern angelegt hat, so ist die Umwandlung eine vollständige, und man kann dem fertigen Ausläufer nicht ansehen, daß er aus einer Laubblattanlage hervorgegangen ist. Anders jedoch, wenn die Entfernung der Ausläuferspitze erst später vorgenommen wird. Dann hat die junge Blattanlage schon einen größeren Teil ihres Entwicklungsganges, der zur Bildung eines Assimilationsblattes führen würde, hinter sich und bereits einige Fiedern angelegt. Es kann darum nur der noch hinzuwachsende Teil des Blattes von der Umwandlung betroffen werden, während die schon angelegten Fiedern sich normal weiter entwickeln. Wir erhalten also eine Übergangsform. An den Segmenten, die von der Blattscheitelzelle abgegeben werden, nachdem das Blatt aus der eingeschlagenen Entwicklungsrichtung abgelenkt wurde, unterbleibt die Fiederbildung wahrscheinlich gänzlich; dafür tritt Knospenbildung ein und die Scheitelzelle wächst wochen- und monatelang weiter, während ein Laubblatt sofort nach Anlage der Seitenfiedern die Scheitelzelle verliert, an der Spitze zum Randwachstum übergeht und eine Endfieder bildet.

Wir haben hier meines Wissens den ersten Fall, wo wir es in der Hand haben, aus einer Laubblattanlage durch ein einfaches Experiment ein metamorphosiertes Laubblatt hervorgehen zu lassen, während ja das Umgekehrte, die Rückverwandlung eines metamorphosierten Laubblattes in ein normales, schon mehrfach gelungen ist. Ich erinnere nur an die Umwandlung der Sporophylle von Onoclea Struthiopteris und von Knospenschuppen höherer Pflanzen in Laubblätter durch Goebel*).

Es ist sehr wahrscheinlich, daß auch in unserem Falle die Rückverwandlung einer Ausläuferanlage in ein Laubblatt sich erzielen läßt, z. B. durch Entlaubung der Pflanze, doch wurden Versuche in dieser Richtung nicht unternommen.

Welches die feineren inneren Vorgänge sind, die eine Umwandlung bewirken, entzieht sich leider vorläufig unserer Kenntnis. Am ehesten können wir uns eine Vorstellung bilden, wenn wir im Sinne der Sachsschen Theorie von „Stoff und Form"**) annehmen, daß die Baustoffe, die der Ausläufer empfängt, andere sind, als die den Laub-

---

*) Goebel, Über künstliche Vergrünung von Farnsporophyllen. Berichte der deutschen bot. Ges., Bd. V (1887), pag. 69, und Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Blattes. Bot. Zeitung 1880.

**) Sachs, Gesammelte Abhandlungen über Pflanzenphysiologie, II, pag. 1109 ff.

blättern zugeführten. Diese Stoffe würden dann durch Entfernung der Ausläuferspitze, ihrer Verbrauchsstelle, frei verwendbar und könnten nun dem nächsten Orte stärksten Wachstums zugeführt werden, und das ist ohne Zweifel die erste Blattanlage der nächstliegenden Knospe. Die Beobachtung, daß in einem Falle auch die zweite Blattanlage der Knospe beeinflußt wurde und eine Übergangsform lieferte, spricht meines Erachtens zugunsten einer solchen Auffassung.

Asplenium Mannii Hook.

Asplenium Mannii Hk., ein epiphytischer Farn, der kleinste der Dareagruppe, zeigt eine ganz ähnliche Art der vegetativen Vermehrung wie Asplenium obtusilobum. Dieses kleine, mit wurzelnden Ausläufern an Baumstämmen kletternde Pflänzchen wurde von Gustav Mann auf dem Kamerungebirge gefunden und ist bereits in Hookers Second century of ferns (Tab. LX [10]) abgebildet und beschrieben. Hooker betrachtete die weithin kriechenden Ausläufer, die ebenfalls in regelmäßigen Abständen Knospen bilden, als Sprosse. Auch Christ [46]) spricht von schwachen, kriechenden Rhizomen, die Internodien bilden, während doch die Pflänzchen radiär gebaut sind und äußerst kurze Sproßachsen haben. Er kann also dâmit nur die Ausläufer gemeint haben. Nun hat aber Goebel [49]) auch in diesem Falle festgestellt, daß die Ausläufer nichts anderes sind als umgewandelte Blätter. Er untersuchte jedoch die Entstehung und Entwicklung der Knospen nicht. Es stand mir zu meinen Untersuchungen nur Herbarmaterial zur Verfügung, und es wurde versucht, an demselben die Entwicklung der Ausläufer und ihrer Knospen zu verfolgen.

Auch hier scheinen die Laubblätter und die Ausläufer in regelmäßigem Wechsel gebildet zu werden, und zwar treten in einer Vegetationsperiode wohl immer zuerst eine größere Anzahl von Laubblättern auf. Ein Pflänzchen geht offenbar erst zur vegetativen Vermehrung über, wenn es eine gewisse Stärke erreicht hat und größere Mengen von Baustoffen zu erzeugen imstande ist.

Die Ausläufer von Asplenium Mannii wachsen mit einer zweischneidigen Scheitelzelle und bilden, ganz wie die von Asplenium obtusilobum, keine Spreite; sie sind wie diese auf die Spindel reduziert.

Um die Anlage der Knospen an diesen Ausläuferblättern besser zu verstehen, wollen wir uns noch einmal vergegenwärtigen, wie die Spitze eines jungen Farnblattes aussieht. Die Scheitelzelle liegt immer so, daß die Medianebene des Blattes durch die beiden Spitzen ihrer Außenfläche geht. Die Segmente, die von ihr abgegeben werden, fallen dar-

um links und rechts. In den Segmenten treten abwechselnd antikline Längs- und Querwände auf. Die Querteilungen erfolgen aber immer so, daß das Mittelstück der Segmente in seiner ursprünglichen Größe erhalten bleibt; dieses erfährt nur Längsteilungen. Wir sehen darum von der Scheitelzelle aus links und rechts je eine Reihe von anscheinend unveränderten Segmentzellen von auffallender Regelmäßigkeit an den Rändern des Blattes herablaufen. Das sind die keilförmigen Randzellen, durch deren Wachstum bei Laubblättern die Spreite gebildet wird. Bei den gefiederten Laubblättern von Asplenium Mannii zeigen nur einzelne Gruppen dieser Randzellen ein lebhaftes Wachstum, so daß sie sich schon unmittelbar hinter dem Scheitel über die benachbarten Partien vorzuwölben beginnen. Diese Ausbuchtungen nehmen mit der Entfernung vom Blattscheitel an Größe zu und werden zu den einzelnen Fiedern.

Bei den Ausläufern haben die Randzellen nur die Rhachis aufzubauen.

Die Anlage einer Knospe erfolgt nun, indem in der Nähe der fortwachsenden Spitze eine Gruppe von Randzellen lebhaft zu wachsen beginnt und eine Hervorwölbung erzeugt, genau wie wenn eine Fieder gebildet wird (Fig. 40). Über diesen Höcker läuft die Reihe der Randzellen noch in ungestörter Folge hinweg, während schon in der Nähe der sich bildenden Protuberanz auf der Unterseite des Ausläuferblattes Haare entstehen, die, wie bei allen andern untersuchten Farnen, die entstehende Knospe umhüllen. Die fortwachsende Spitze des Ausläufers erfährt durch die Knospenbildung eine vorübergehende Hemmung und wird darum dünner, als sie sonst normalerweise ist. Sie wächst aber nachher wieder mit ungeminderter Energie weiter und erreicht dabei ihre frühere Stärke. Bald werden nun die Randzellen auf dem Zellhöcker, die durch stärkeres Wachstum der Unterseite mehr auf die Oberseite verschoben worden sind, durch Querteilungen in annähernd isodiametrische Zellen zerlegt, wobei diejenigen auf dem Scheitel sich durch Größe und durch besonders dichten Inhalt vor den andern auszeichnen. Eine Sproßscheitelzelle ist aber noch nicht vorhanden und scheint auch hier verhältnismäßig spät gebildet zu werden. Sie wurde

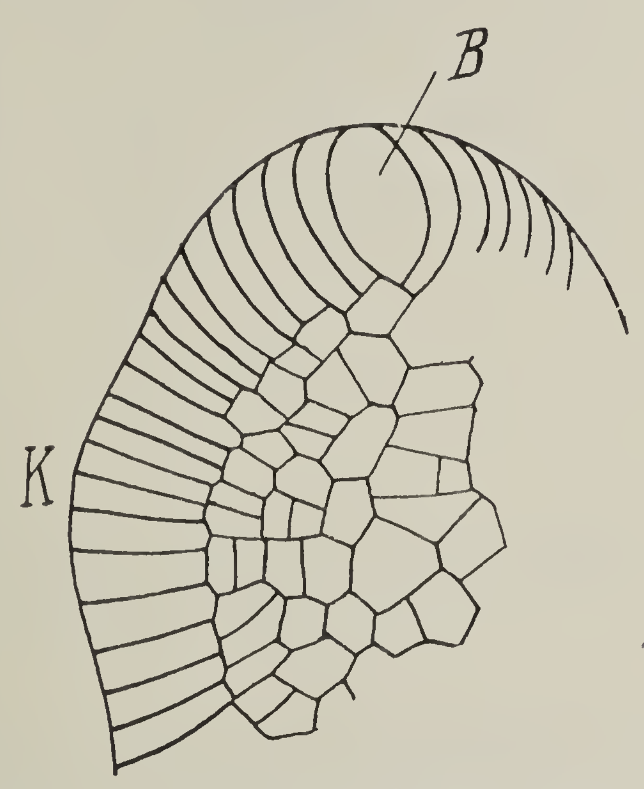


Fig. 40. Asplenium Mannii. Beginn der Knospenbildung. *K* Knospenhöcker, *B* Scheitelzelle des fortwachsenden Ausläuferblattes.

nur an Knospen gefunden, die bereits eine ziemlich weit entwickelte Blattanlage besaßen. Es ist höchst wahrscheinlich, daß auch hier das erste Blatt ungefähr gleichzeitig mit der Scheitelzelle auftritt, wenn nicht gar vorher. Jedenfalls geht es auch hier nicht aus einem Segmente der Sproßscheitelzelle hervor, sondern entspringt am meristematischen Zellhöcker. Soweit meine Beobachtungen reichen, steht es immer auf der Außenseite und überwölbt bald den jungen Sproßscheitel, der infolgedessen eine sehr geschützte Lage zwischen dem sich rasch entwickelnden ersten Knospenblatt und dem fortwachsenden Ausläuferblatt einnimmt.

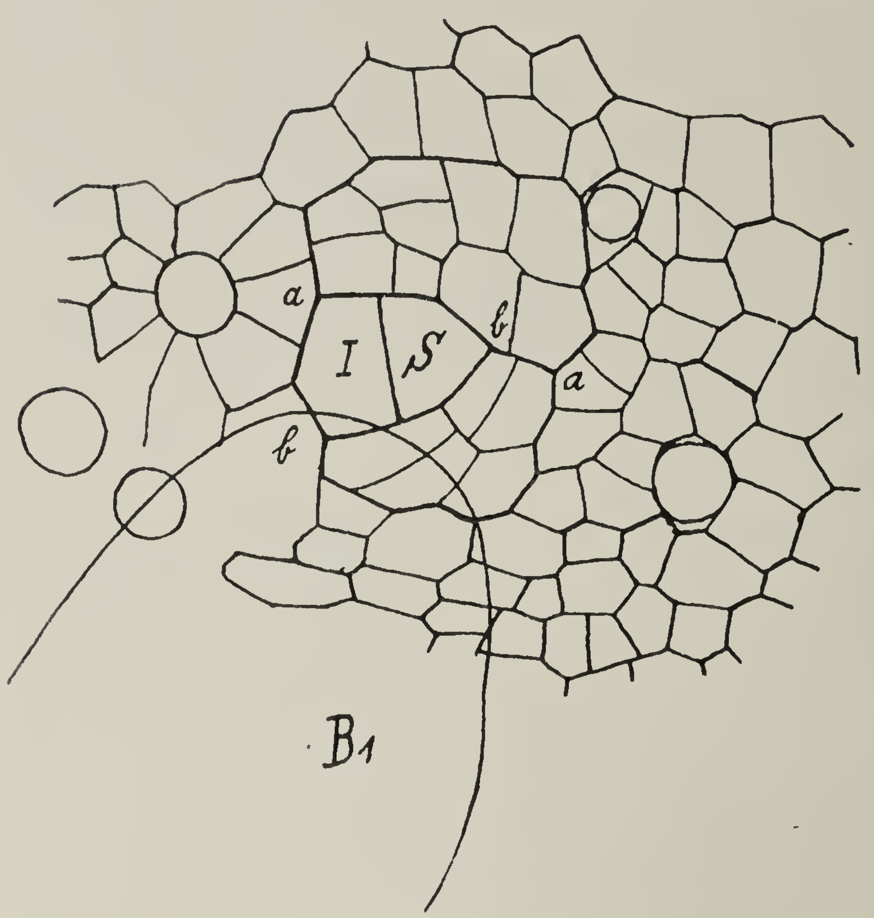


Fig. 41. Asplenium Mannii. Knospenscheitel mit Scheitelzelle *S*. *I* erstes Segment. B_1 Spitze des ersten Blattes der Knospe.

An dem Sproßscheitel, der in Fig. 41 abgebildet ist, sehen wir bereits eine dreiseitig-pyramidale Scheitelzelle in Tätigkeit. Die Anordnung der Zellen macht es in hohem Grade wahrscheinlich, daß sie erst ein einziges Segment (*I*) abgegeben hat und vorher mit den beiden

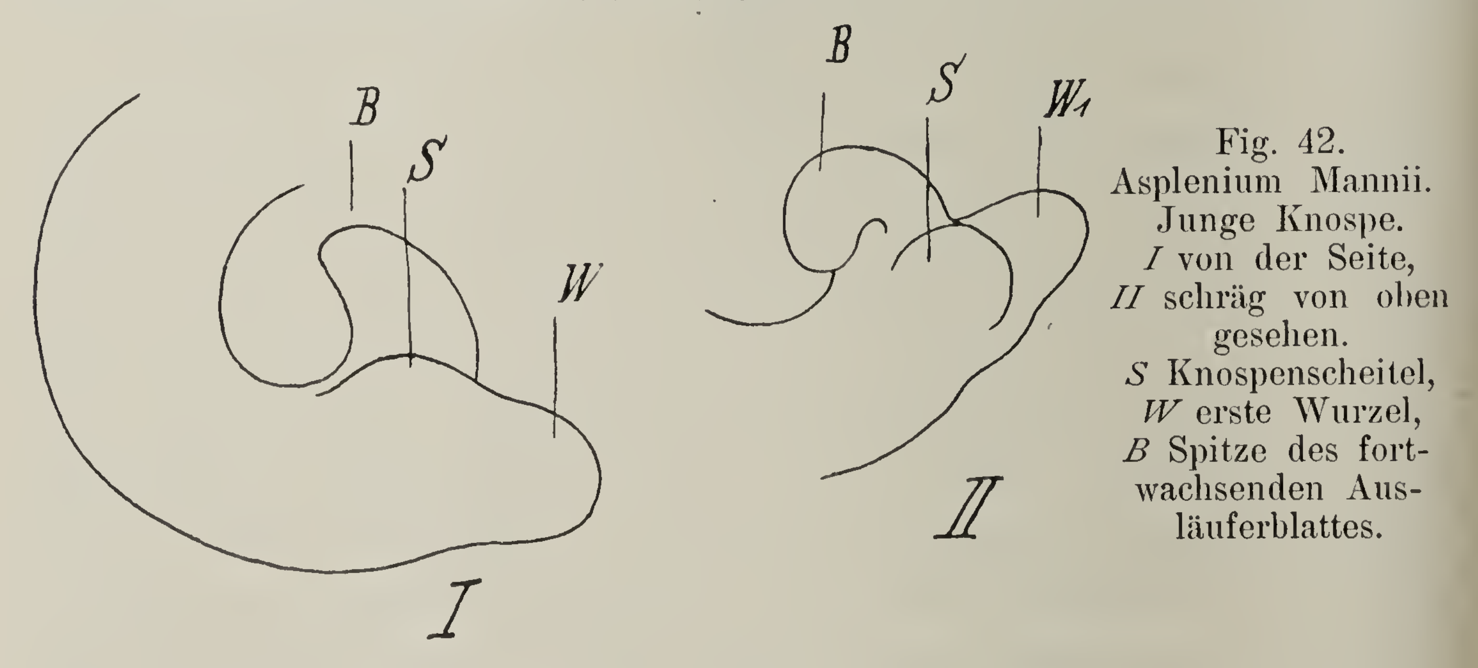


Fig. 42. Asplenium Mannii. Junge Knospe. *I* von der Seite, *II* schräg von oben gesehen. *S* Knospenscheitel, *W* erste Wurzel, *B* Spitze des fortwachsenden Ausläuferblattes.

stärker konturierten Gruppen zusammen eine vierseitige Zelle bildete, aus welcher sie durch die Wände *aa* und *bb* ausgeschnitten wurde. Die Knospe hatte nahezu die Größe der in Fig. 43 abgebildeten, und

das erste Blatt war fast ebensoweit entwickelt wie dort. Weitere Blattanlagen ließen sich nicht nachweisen. Möglicherweise entsteht die zweite bedeutend später als die erste und würde dann jedenfalls aus einem Segment der Scheitelzelle hervorgehen. Die erste Wurzel (Fig. 42) wird noch früher angelegt als das erste Blatt und wächst auch viel rascher als dieses (Fig. 43 *I*).

Sie entsteht endogen auf der Unterseite des Gewebehöckers, mit dem die Anlage der Knospe beginnt. Die bedeckenden Zelllagen wachsen auch hier lange mit und die Wurzel nimmt bald eine keulenförmige Gestalt an, ähnlich wie die von Asplenium obtusilobum. Die zweite Wurzel steht immer fast genau unter dem ersten Blatt (Fig. 43).

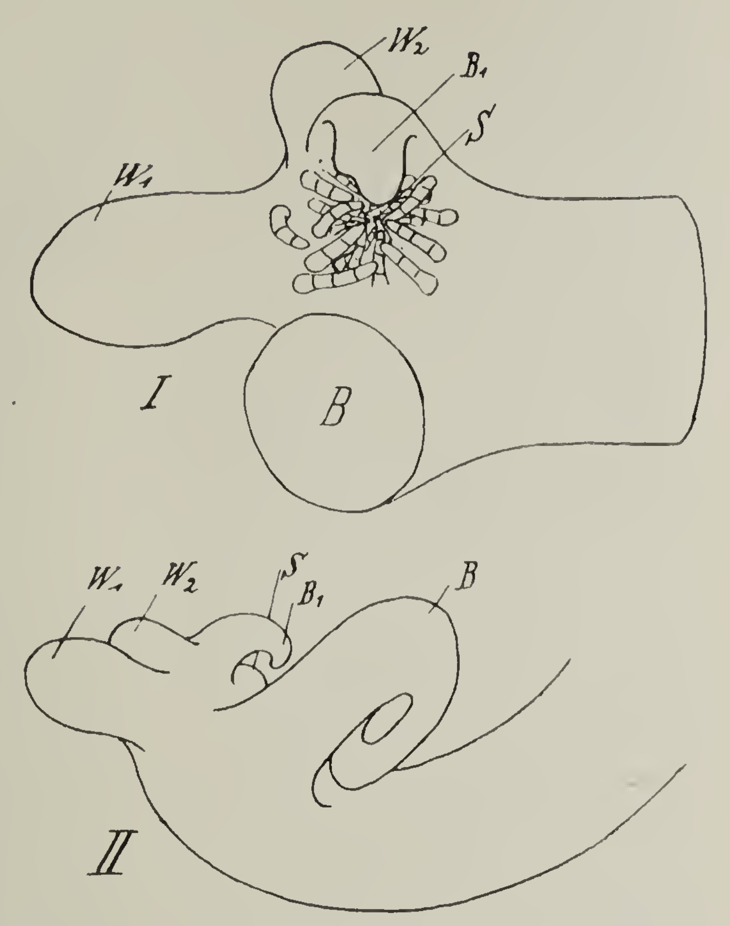


Fig. 43. Asplenium Mannii. Etwas ältere Knospe. *I* von oben, *II* (schwäch. vergr.) von der Seite gesehen. *S* Knospenscheitel (in *I* mit Haaren bedeckt), B_1 erstes Blatt, W_1 W_2 die ersten Wurzeln der Knospe, *B* weiterwachsendes Ausläuferblatt (in *I* weggeschnitten).

Die Zahl der Knospen, die ein Blattausläufer von Asplenium Mannii bildet, ist sehr verschieden. Am Herbarmaterial sind die Ausläufer meist unvollständig erhalten, doch zählte ich an einem 13 Knospen, trotzdem Anfang und Ende fehlten. Dieser Ausläufer hatte sich aber ungefähr in der Mitte gegabelt und beide Teile waren in der Knospenbildung gleichmäßig weiter gefahren. An ungegabelten wird also die Zahl meist etwas geringer sein. Die Ausläufer werden beim Weiterwachsen allmählich immer dünner und sind zuletzt haarfein, knospen aber trotzdem noch. Schließlich führt diese Dickenabnahme aber natürlich zum Stillstand des Wachstums. Sie sind zarter als die von Asplenium obtusilobum. Sonst zeigen die Ausläufer beider Farne große Übereinstimmung in ihrem Wachstum und Aussehen. In beiden Fällen sind es Blattmonopodien, wenn sie auch bei makroskopischer Betrachtung aus einer Reihe von Gliedern aufgebaut erscheinen, denn die Scheitelzelle wird von ihrer Entstehung an bis zum Abschluß der Entwicklung des Ausläufers nie in ihrer Segmentierung gestört.

Die Anlage der Knospen erfolgt aber bei den beiden Pflanzen, trotzdem sie ganz nahe Verwandte sind, wie wir gesehen haben in ver-

schiedener Weise, indem sie bei Asplenium obtusilobum auf der Oberseite, bei Asplenium Mannii dagegen seitlich aus den Randzellen sich bilden.



Fig. 44. Asplenium Lauterbachii. Pflänzchen mit vier Laubblättern, einer Übergangsform *A* (bei der Knospe abgebrochen) und einem Ausläuferblatt *B* mit drei Knospen (die dritte noch in der Einrollung am Ende).

Auch bei Asplenium Mannii sind Übergangsformen zwischen Ausläufern und Laubblättern nicht selten. Bei dem untersuchten Herbarmaterial fanden sich vier solche. Das eine hatte zuerst eine Fieder gebildet, dann eine Knospe, dann abermals eine schwache Seitenfieder und eine Endfieder. An einem anderen fanden sich zunächst zwei Knospen, dann einige fertile Fiedern und eine sterile Endfieder. Bei

einem dritten folgten auf zwei sterile Fiedern eine Knospe und einige fertile Fiedern, und das vierte endlich hatte zuerst vier teils sterile, teils fertile Fiedern entfaltet, dann eine Knospe angelegt und war von da an als Ausläufer weiter gewachsen, an dem nur noch ein Fiederrudiment zur Ausbildung gelangt war. Hier kommt also sowohl der Übergang eines Laubblattes in einen Ausläufer, als auch die Rückkehr eines Ausläufers zur Laubblattform vor, und oft macht es den Eindruck, als ob an Stelle einer Fieder eine Knospe auftreten könnte, ähnlich wie bei Trichomanes pinnatum. Ob an einem normalen Ausläufer die Knospen auch, wie dort, regelmäßig alternieren, ließ sich an dem Herbarmaterial nicht immer mit Sicherheit feststellen, und aus einzelnen Fällen einen Schluß zu ziehen, geht nicht an.

Asplenium Lauterbachii Christ.

Ein dritter Farn mit fiederlosen Ausläuferblättern, Asplenium Lauterbachii Christ (Fig. 44), wächst auf Neu-Guinea an Baumstämmen, ist also ebenfalls ein Epiphyt.

Er ist etwas größer als die beiden andern, stimmt aber in der Art seines Wachstums vollkommen mit ihnen überein. Die von den kriechenden Ausläufern abgesetzten Knospen treiben auch hier alsbald aus, bilden ein Büschel von Laubblättern und dann ebenfalls Ausläufer. Gelegentlich treten auch Übergangsformen auf (Fig. 44), die zuerst einige Fiedern bilden und dann als fiederlose Ausläufer weiterwachsen. Wie bei diesem Farn die Knospen angelegt werden, wurde nicht untersucht, da das vorhandene Material keine geeigneten Stadien aufwies; doch sind die Ausläufer in ihrem ganzen Aussehen denen der untersuchten Pflanzen so ähnlich, daß die Knospen wohl auch hier nicht direkt aus der Scheitelzelle hervorgehen, sondern nur in ihrer unmittelbaren Nähe entstehen.

Asplenium Kraussii Moore.

Hier wäre ferner Asplenium Kraussii Moore, ein südafrikanischer Farn, anzuschließen, der bei Sim[38]) (Tafel LX) abgebildet ist. Die Figur zeigt eine Pflanze mit mehreren Laubblättern, einem knospenden fiederlosen Blatt und einem jungen, das auch keine Fiedern zu besitzen scheint, also wohl auch ein junger Ausläufer ist.

Sim sagt über diesen Farn: „Besides the ordinary fronds which are not proliferous, this species produces leafless fronds, which bend over and produce young plants at the apex.“ „It grows among moss on stones and trees in deep shape and often a whole mass of it is connected by these runners.“

Ob die fiederlosen Blätter nach der Anlage der ersten Knospe weiterwachsen, kann man weder aus der Figur noch aus der Beschreibung mit Bestimmtheit entnehmen, denn in der Abbildung könnte das weiterwachsende Stück das erste Blatt der Knospe sein und die geschilderte Verkettung könnte auch zustande kommen, wenn jeder Ausläufer nur eine Knospe absetzen und diese rasch wieder zur Ausläuferbildung schreiten würde. Dann hätten wir bei Asplenium Kraussii ein ähnliches Verhältnis, wie bei den extremsten Formen von Asplenium prolongatum. Wenn aber das in der Abbildung über die Knospe hinaus gewachsene Stück wirklich die Fortsetzung des knospenden Blattes ist, so ist auch Asplenium Kraussii ein Farn mit typischen Ausläuferblättern, die ein theoretisch unbegrenztes Spitzenwachstum besitzen. Dann wäre die Angabe Sims, daß die Knospen an der Spitze entstehen, nicht wörtlich zu nehmen. Der Abstand zwischen der Mutterpflanze und der ersten Knospe ist hier mindestens doppelt so groß (ca. 12 cm) als bei den kleinen Farnen der Darea-Gruppe. Das entspricht der bedeutenderen Größe der Pflanze und ist natürlich von Vorteil, da dadurch die einzelnen Individuen weiter auseinander gerückt werden und sich deshalb nicht in der Entwicklung beeinträchtigen.

Asplenium Kraussii Moore wird von Baker[25]) in die Nähe von Asplenium viride gestellt, „of which it may be a form". Die Bildung von Ausläuferblättern wäre also nicht auf die Darea-Gruppe beschränkt, sondern die Arbeitsteilung hätte in zwei verschiedenen Formenkreisen in gleichem Grade stattgefunden und an beiden Orten zu den gleichen Gestaltveränderungen geführt. Nun möchte ich noch zwei weitere Farne mit Ausläuferbildung erwähnen, die von Hooker abgebildet, aber unrichtig gedeutet wurden. Es sind dies Asplenium quitense Hk.[10]) und Asplenium delicatulum Pr.[5]). Vom ersten schreibt Hooker in seiner Diagnose: „caudice filiformi repente hic illic inferne radiculoso, stipitibus subfasciculatis 3—4 ex eodem puncto" . . . Die Blattbüschel sind aber, wie aus der Figur ersichtlich ist, einzelne Pflänzchen mit radiärer Sproßachse und der „fadenförmige, kriechende Sproß" ist ein Ausläufer, an dem sie aus Knospen entstanden sind. Die Natur des Ausläufers läßt sich natürlich aus der Zeichnung nicht erkennen. Er könnte ebensowohl ein Sproß oder eine Wurzel als ein Blattausläufer sein. Wäre das letztere der Fall, so hätten wir in diesem Farn, der auf Bäumen in den Anden von Ecuador gefunden wurde, einen zweiten Vertreter mit Blattausläufern aus der Gruppe von Asplenium viride, zu der er von Hooker und Baker gestellt wird; doch weicht er nach der Abbildung im Habitus beträchtlich von Asplenium Kraussii ab

Die Sproßachse von A. delicatulum Pr. beschreibt Hooker als „singularly long, slender, and creeping". Die Abbildung stellt dagegen vier Einzelpflänzchen von radiärem Bau mit gestauchter Sproßachse dar, die einem Ausläufer aufsitzen. Von diesem Farn sind einige Exemplare im hiesigen Herbar vorhanden, aber da an allen Ausläufern die Spitze fehlt und keiner mit der Mutterpflanze in Verbindung ist, war über ihre Natur kein unanfechtbares Urteil zu gewinnen. Sie sind zum Teil sehr lang; an einem derselben zählte ich 10 Knospen, trotzdem Anfang und Ende abgebrochen waren. Gegen die Spitze hin werden sie außerordentlich dünn. Sie bewurzeln sich nicht nur an den Punkten, wo Knospen angelegt sind, sondern auch dazwischen. Sie machen ganz den Eindruck von Wurzeln und ihr Querschnitt stimmt, soweit sich dies am getrockneten Material noch erkennen ließ, mit dem Wurzelquerschnitt überein. Es ist darum nicht unwahrscheinlich, daß sie wirkliche Wurzeln sind, doch genügte, wie schon angeführt, das zu Gebote stehende Material nicht zur sicheren Entscheidung der Frage. Eine genauere Untersuchung dieses interessanten Falles wäre sehr erwünscht. Würde sich dabei meine Vermutung bestätigen, so hätten wir hier die gleiche Form vegetativer Vermehrung, wie sie durch Goebel[44]) bei Hecistopteris gefunden wurde. Die Art der Entstehung und die genauere Entwicklung der Sprosse an diesen Wurzelausläufern ist noch unbekannt und es fragt sich, ob die Anlage in ähnlicher Weise vor sich geht wie bei Ophioglossum vulgatum, wo durch Rostowzew[37]) nachgewiesen wurde, daß die Knospen aus einem Segment der Scheitelzelle hervorgehen, ohne daß diese je ihre Gestalt ändert, oder ob hier ein besonderer Typus der Adventivknospenbildung vorliegt.

Allgemeines über Knospenbildung an Farnblättern.

Es erübrigt uns noch, die einzeln beschriebenen Fälle im Zusammenhang mit den andern bis jetzt bekannten und zum Teil untersuchten Formen der Knospenbildung an Farnblättern zu betrachten, unter Hinzufügung einiger weiterer Beobachtungen. Wie schon aus den behandelten Beispielen hervorgeht und wie wir im Laufe der weiteren Besprechung noch deutlicher sehen werden, ist die Art, in der sich die vegetative Vermehrung der Farne vollzieht, eine außerordentlich mannigfaltige, auch wenn wir uns auf die Knospenbildung an den Blättern beschränken und von dem Auftreten von Knospen an Wurzeln und Sprossen ganz absehen.

Schon in bezug auf den Ort der Entstehung finden wir große und auffallende Unterschiede. An Blattstielen auftretende Knospen sind nur bei sehr wenigen Farnen bekannt.

Sim[38]) bildet zwar eine solche Knospe von Asplenium monanthemum L. ab; aber ich konnte am Herbarmaterial, wo allerdings nur zwei knospende Blätter vorhanden waren, feststellen, daß die Knospe jedesmal bei der Ansatzstelle der untersten Fieder saß, die jedoch in beiden Fällen, wie auch mehrere darüber stehende, abgefallen war. Sie bildet sich also nicht am freien Stiel, und da die Knospen an einer Art immer mit großer Regelmäßigkeit in gleicher Weise auftreten, so vermute ich, die Abbildung Sims sei nach einem Exemplar mit abgefallenen Fiedern gezeichnet. Das gleiche Verhältnis scheint mir Asplenium fragile Prsl. zu zeigen. Es ist von Hooker[5]) ebenfalls abgebildet, und wir sehen in der Figur drei Knospen, von denen eine bei einer Fieder steht, während die andern am freien Stiel zu sitzen scheinen; aber auch hier sind wohl nur die untersten Fiedern abgebrochen.

Andere Fälle mit so hoch am Stiel inserierten Knospen fand ich weder in der Literatur noch beim Herbarmaterial.

Hingegen treten an Farnblättern mit ungeteilter oder wenig gegliederter Spreite oft an der Spreitenbasis Knospen auf (Pteris pedata L., Asplenium Virchowii Kuhn und Hemionitis cordata Roxby.) und zwar fast immer zwei. Sie sitzen dann zu beiden Seiten der Rhachis auf der Fläche der Spreite, an ihrem unteren Rande oder ausnahmsweise unmittelbar unter ihr am Stiel. Diese Ausnahmestellung, wie wir sie bei Asplenium plantagineum Sw. ab und zu treffen, kommt vielleicht dadurch zustande, daß die Randzellen, die sonst die Spreite bilden, an der Stelle, wo die Knospe entsteht, zu ihrem Aufbau verwandt werden, so daß hier die Ausbildung der Blattfläche auf eine kurze Strecke unterbleibt; doch ist das nicht näher geprüft worden. Hier wären auch Asplenium monanthemum L. und Asplenium fragile Prsl. anzuschließen, die nach meiner Auffassung Knospen in den Achseln der untersten Fiedern bilden und die uns zu den folgenden Formen überleiten. Weitaus am häufigsten entstehen nämlich die Knospen an der Basis der Fiedern erster Ordnung, wie bei der bekannten Cystopteris bulbifera Bernh., bei Phegopteris sparsiflora Hook., Asplenium celtidifolium Kze. und vielen andern. Sie sitzen entweder der Fiederbasis auf und stehen dann unmittelbar neben dem Hauptnerv der Fieder, oder sie bilden sich an der Rhachis des Blattes selber. Bei vielen Farnen treten sie außerdem in den Achseln der Fiedern zweiter Ordnung oder, wenn die Gliederung der Fiedern keine so tiefgehende ist, auf der Fläche der Fiedern an den Auszweigungsstellen der Seitennerven zweiter oder höherer Ordnung auf. Bei Asplenium caudatum Forst. stehen sie z. B. in den Achseln der Fiedern erster und zweiter Ordnung und auf der

Spreite. Bei Asplenium dimorphum Kze., viviparum Presl., lineatum Sw. und Asplenium bulbiferum Forst., die man in den Gewächshäusern so häufig trifft, treten sie nur noch auf der Spreite auf, aber überall, wie in allen bisher genannten Fällen in engster Beziehung zu den Leitungsbahnen. Es ist leicht zu verstehen, daß die stärksten Bahnen die bevorzugtesten sind, da sie natürlich den sich bildenden Knospen günstigere Bedingungen zu bieten vermögen, als die dünneren Auszweigungen. Offenbar tritt aber ein anderer Faktor mit dem genannten in Konkurrenz: die Knospen müssen nicht nur gebildet und bis zu einer gewissen Entwicklungsstufe gebracht werden, sondern wenn sie zur vegetativen Vermehrung der Pflanze dienen sollen, so müssen sie den Boden erreichen können, um sich hier zu selbständigen Pflanzen zu gestalten. In dieser Hinsicht ist die Stellung an der Rhachis entschieden ungünstig und die Knospe hat keine Aussicht, eher zur Erde zu kommen, als bis das ganze Blatt und auch sein widerstandsfähigster Teil, die Rhachis, abgestorben ist und niedersinkt. Die an der Hauptrippe des Blattes in den Fiederachseln entstehenden Knospen sind darum wohl zum größten Teil darauf angewiesen, eine Ruhezeit durchzumachen, sei es, daß sie bald nach ihrer Anlage in der Entwicklung stehen bleiben oder erst einige Primärblätter entfalten und dann ihr Wachstum, wahrscheinlich durch die äußeren Umstände gezwungen, außerordentlich verlangsamen, bis sie zu normaler Entfaltung schreiten können, oder daß sie zuerst ein widerstandsfähiges Dauerstadium bilden, das erst zu einer Pflanze von normaler Gestalt sich entwickelt, wenn es eine von den äußeren Bedingungen abhängende oder erblich fixierte Ruheperiode überstanden hat. Bei einzelnen Farnen haben sich interessante Anpassungen herausgebildet, die den Knospen das Überstehen ungünstiger Verhältnisse ermöglichen oder die Vermehrung der Pflanze durch die Knospen erleichtern und bis zu einem gewissen Grade sichern. Hier wäre schon die Bedeckung der jungen Adventivknospen durch Paleen und Schleimhaare zu nennen, die eine allgemein verbreitete Erscheinung ist und mitunter ein auffallendes Maß erreicht. Ferner finden wir in vielen Fällen die junge Knospe mit Reservestoffen vollgepfropft, die sie befähigen, nach dem Aufhören der Stoffzufuhr durch die Mutterpflanze die fernere Entwicklung einzuleiten, ohne von den äußeren Bedingungen zu sehr abhängig zu sein. Diese Reservestoffe sind besonders reichlich vorhanden bei Knospen, die vom lebenden Mutterblatt sich leicht ablösen lassen oder abfallen. Bei Asplenium decussatum Sw. und Asplenium celtidifolium Kze. wachsen die Knospen am Mutterblatt zu kleinen Pflänzchen heran, die dem Blatt nur mit

einer ganz dünnen Basis aufsitzen, so daß sie leicht abgestreift werden können. Ihre ersten Blätter entfalten selten ihre Spreite, sondern es entwickeln sich hauptsächlich nur die Stiele, deren Basis anschwillt. Die Knospe wird dadurch sehr voluminös, und ich fand den jungen Sproß und die fleischigen Blattbasen immer mit großen Mengen von Stärke erfüllt. Werden die Knospen von der Mutterpflanze abgelöst, so können sie unter ungünstigen Bedingungen Monate lang am Leben bleiben, ohne sich wesentlich zu verändern. Es schrumpfen höchstens die jungen Blattstiele und sterben im oberen Teile ab, während der knollige Sproß gesund bleibt und sofort neue Blätter treibt, sobald die äußeren Umstände eine Weiterentwicklung erlauben. Noch auffallendere Anpassungen sind bereits beschrieben von Cystopteris bulbifera Bernh.[39]), wo die ersten beiden Blattanlagen zu Niederblättern sich entwickeln, die der Speicherung von Reservestoffen dienen, und von Phegopteris sparsiflora Hook.[43]), dessen Knospen an der Mutterpflanze zu länglichen, mit Paleen bedeckten Rhizomen heranwachsen und reichlich Stärke enthalten. Bei beiden Farnen lösen sich die Knospen durch Vertrocknen der dünnen Verbindungsstelle vom Blatt ab und haben die Reservestoffe besonders nötig, da ihre Vegetationsorgane sich immer erst nach der Ablösung entfalten oder neu gebildet werden.

Bei sehr vielen Farnen, deren Knospen sich nicht ablösen, entstehen sie vorzugsweise in den Fiederwinkeln der oberen Hälfte des Blattes. Diese Stellung ist besonders günstig, da der überhängende obere Teil schlanker Farnwedel wohl immer früher den Boden erreicht, als die steife untere Hälfte der Rhachis, so daß eine Knospe um so mehr Aussicht hat, zu selbständiger Weiterentwicklung zu gelangen, je höher an der Rhachis sie inseriert ist. Ebenso sind sicher diejenigen Knospen im Vorteil, die an den biegsamen Seitenfiedern entstehen; da aber die Knospenbildung, wie wir gesehen haben, im allgemeinen an die wichtigeren Leitbahnen gebunden ist, so ist in vielen Fällen ein Kompromiß zustande gekommen. Die Knospen entstehen nur noch teilweise oder überhaupt nicht mehr an der Rhachis, dafür aber in großer Zahl an den Fiedern, aber hier besonders in der Nähe der stärksten Nerven, gewöhnlich an den Stellen, wo Auszweigungen von ihnen abgehen. Bei Asplenium viviparum tritt uns wiederum die bemerkenswerte Tatsache entgegen, daß die Enden der Fiedern, besonders der obersten, in auffallender Weise bevorzugte Entstehungsorte der Knospen sind.

Bei diesem Farn, sowie bei einer Anzahl in ähnlicher Weise knospender, treiben die jungen Pflänzchen meist schon auf dem Mutter-

blatte einige Primärblätter, so daß sie selbständig assimilieren können. Das ist vielleicht für diese Knospen deshalb wichtig, da sie sich bei ihrem großen Abstande von der Rhachis nicht in den günstigsten Ernährungsbedingungen befinden. Damit soll nicht gesagt sein, daß das Austreiben an der Mutterpflanze nur in solchen Fällen erfolge. Diese Form der Knospenbildung ist jedenfalls nur bei Farnen möglich, die an feuchten Standorten wachsen, denn sonst würde der Wasserverbrauch für das Mutterblatt durch die vielen kleinen Pflänzchen auf seiner Spreite wohl zu sehr gesteigert und die Knospen müßten vertrocknen. Auch eignen sich diese austreibenden Knospen sicher nicht zum Überdauern von sehr ungünstigen klimatischen Verhältnissen, und ihr Vorkommen wird darum auf Gebiete mit ziemlich gleichmäßig feucht-warmem Klima beschränkt sein.

Fast bei allen Farnen, deren Knospen erst beim Absterben des Mutterblattes isoliert werden und zu Boden gelangen oder sich früher ablösen und dann vielleicht gar eine Ruheperiode überdauern müssen, also kurz, bei allen, bei denen die Weiterentwicklung der Knospen trotz mancher äußerst günstigen biologischen Anpassungen in hohem Maße vom Zufall abhängig ist, wird die Unvollkommenheit der Form, in der sich die vegetative Vermehrung vollzieht, kompensiert durch die große Zahl der produzierten Knospen, die an üppigen Exemplaren von Asplenium lineatum und besonders Asplenium viviparum nach Hunderten zählen können.

Umgekehrt sehen wir da, wo durch die Entstehung der Knospen an besonders günstigen Orten dafür gesorgt ist, daß sie sicher und möglichst früh, in vielen Fällen sofort nach Beendigung der Entwicklung des Mutterblattes, das Substrat erreichen, eine Reduktion der Knospenzahl eintreten. Das ist also namentlich dort der Fall, wo die Knospen am obersten Teil sehr langgestreckter, biegsamer Wedel oder an den Enden langer, schlanker Fiedern angelegt werden. Bei Asplenium finlaysonianum Hk. wird eine Knospe auf dem Mittelnerv der Endfieder und je eine in der Nähe der Spitze der ungeteilten Seitenfiedern gebildet. (Diese letzteren stehen nicht, wie in ähnlichen Fällen, auf der Mittelrippe der Fiedern, sondern an einer Auszweigung derselben am Rand).

Asplenium emarginatum Beauv.[10]), ebenfalls ein Farn mit einfach gefiederten Blättern. bildet an jeder Seitenfieder und an der Endfieder je eine einzige Knospe, die in einer Einbuchtung der Spreite am Ende der Hauptrippe der Fieder sitzt. Bei Asplenium Poolii Hk., das sich sonst ganz gleich verhält, sind die Fiedern alle lang ausgezogen, wo-

durch natürlich die Knospen eher auf die Erde gelangen. Ähnliches finden wir bei Asplenium longicauda, von dem Hooker[10]) sagt: „It often happens that the pinnae are proliferous, then the lateral ones are narrowly caudate at the apex and a scaly bud forms" . . . . „If the terminal pinna is proliferous it is remarkably and gradually attenuated (to the length of 1 or 1½ foot) and the apex copiously proliferous." Dabei ist besonders hervorzuheben, daß die Verschmälerung nicht auf Kosten der Spreite geschieht, sondern die Endfieder verlängert sich gegenüber einer nicht knospenden erheblich. Nach Hooker[10]) lösen sich die Knospen an den Seitenfiedern dieses Farns nicht selten mit dem ausgezogenen Ende der Fieder ab.

Bei sehr vielen Farnen, die in den Achseln der Fiedern erster Ordnung Knospen erzeugen, treten diese nur in ganz geringer Zahl bei den obersten Fiedern auf und bei zahlreichen Formen wird nur noch eine einzige an der Basis der Endfieder gebildet. Diese erhält dann oft eine von den übrigen Fiedern auffallend abweichende Gestalt (Asplenium Barteri Hk.) und wird nicht selten durch die Knospe aus ihrer natürlichen Lage abgelenkt, so daß sie manchmal eher wie ein erstes Blatt der Knospe aussieht.

In anderen Fällen wird ebenfalls eine einzige Knospe gebildet, die mitten auf der Endfieder an deren Hauptnerv (Asplenium Zenkerianum Kze.) oder unmittelbar hinter ihrer Spitze sitzt.

Endlich gibt es eine Reihe von Farnen, deren Knospen direkt an der Spitze der Blätter entstehen, wobei natürlich am Herbarmaterial und oft auch an lebenden Pflanzen sich nicht ohne entwicklungsgeschichtliche Untersuchung feststellen läßt, ob sie wirklich aus dem Scheitel hervorgegangen sind oder nur in dessen nächster Nähe sich gebildet haben. Solche Knospen kommen auch an Blättern mit ungeteilter Spreite vor (Aspidium plantagineum Grieseb.). sind aber besonders bei Farnen mit gefiederten Blättern häufig, wo sie fast immer die Stelle der Endfieder einnehmen, wenn sie wirklich aus der Spitze des Blattes hervorgehen. Daß diese Stellung für die Knospen die günstigste ist, läßt sich leicht erkennen, und sie ist namentlich deswegen von besonderer Bedeutung, weil bei zahlreichen Farnarten in Verbindung mit der Knospenbildung eine oft sehr erhebliche Verlängerung der obersten Blattpartie eintritt, die meistens so stark ist, daß die Blattspitze bis auf den Boden reicht, so daß die Blätter also nicht nur die Knospen hervorbringen, sondern sie auch in das Erdreich ihrer nächsten Umgebung auspflanzen, gewiß eine höchst interessante und merkwürdige Erscheinung.

Die Streckung des obersten Teiles der Blätter tritt bei verschiedenen Farnen in ganz verschiedenem Grade auf und die Extreme sind durch Zwischenstufen mit den normalen Formen verbunden. Zwei hierher gehörige Fälle haben wir bereits genannt, bei denen aber nicht nur das Blattende, sondern auch die Fiedern verlängert waren; es sind dies Asplenium Poolii Bk., wo die Verlängerung keine sehr bedeutende ist und Asplenium longicauda Hk., bei dem die Endfieder zu ganz ungewöhnlicher Länge ausgezogen sein kann. Diesen können wir Scolopendrium rhizophyllum anreihen, dessen ungeteilte Blattspreiten ebenfalls stark verlängert sind und sich gegen die Spitze hin nach und nach verschmälern. Ganz ähnlich verhalten sich Aspidium Krugii Kuhn (Fig. 45) und Aspidium rhizophyllum Prl., deren Blätter im unteren Teil gefiedert sind, während sich die Gliederung nach oben verliert, worauf die Spreite sich zu einem schmalen Saum an der stark verlängerten Rhachis zusammenzieht. Hier ist also die Blattfläche, wenn auch an Breite beständig abnehmend, noch bis zur Spitzenknospe hin entwickelt.

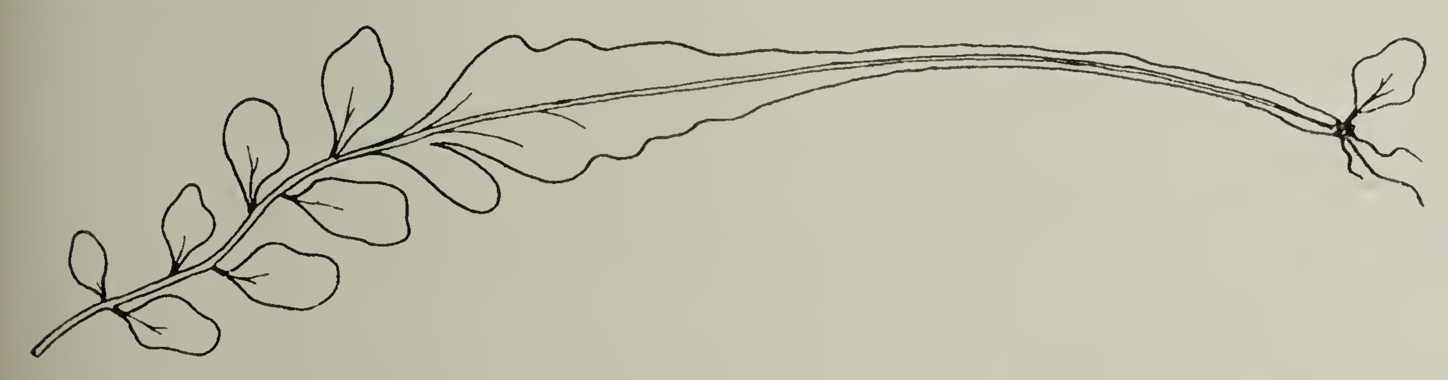


Fig. 45. Aspidium Krugii Kuhn. Knospendes Blatt mit langausgezogener geflügelter Rhachis.

Von den gefiederten Blättern sind diesen diejenigen an die Seite zu stellen, bei denen die Streckung in dem mit Fiedern besetzten oberen Teil eintritt, so daß die einzelnen Blättchen, die dann meistens gegen die Spitze hin immer kleiner werden, auseinander gerückt sind (Asplenium Hallii Hk.). Bei anderen hört aber die Fiederung in normaler Weise auf und es streckt sich nur oder hauptsächlich der über die Fiedern hinaus ragende Teil der Rhachis. (Polystichum lepidocaulon Hk., Asplenium rutaceum Mett., die Adiantum-Arten der Radicantes-Gruppe, Aneimia rotundifolia Schrad. und viele andere.) Die Rhachisverlängerung mißt bei den einen nur wenige Zentimeter, während sie bei anderen (z. B. Adiantum caudatum L.) 3 dm lang werden kann.

Bei Asplenium prolongatum Hk. endlich, bei dem die Verlängerung keine sehr bedeutende ist, tritt dafür bei einzelnen Formen eine Reduktion der Fiederzahl ein, die schließlich zur Bildung von sympodialen, fiederlosen Ausläufern führen kann.

Neben dieser Formenreihe, bei der die Knospen an der Spitze der Blätter entstehen, die der Aufgabe der vegetativen Vermehrung in verschiedenem Grade angepaßt sind, läuft eine andere parallel, die ebenso vorteilhafte, wenn nicht noch vollkommenere Anpassungen aufweist. Nicht überall hat nämlich eine so weitgehende Reduktion der Knospenzahl stattgefunden, und es ist trotzdem in ebenso vorzüglicher Weise die Weiterentwicklung gesichert. Dies ist z. B. der Fall bei



Fig. 46. Polypodium reptans Sw. Pflanze mit einem an langausgezogener, abnehmend gefiederter Rhachis knospenden Blatt.

Polypodium proliferum Prsl., dessen Wedel so außerordentlich lang (über 1 m) und schlank sind, daß sie oft schon von ihrer Mitte an dem Boden aufliegen, auf dem der obere Teil wie ein Ausläufer hinkriecht, indem er in Abständen von 12—15 cm Knospen erzeugt, die sich natürlich sogleich bewurzeln und zu jungen Pflanzen entwickeln können. Das ganze Blatt trägt Fiedern, die allerdings von der Mitte an aufwärts rasch an Größe abnehmen und immer spärlicher werden.

Ebenso verhält sich Polypodium reptans Sw. (Fig. 46). Bei beiden scheinen die Knospen in den Fiederwinkeln zu stehen und es entwickeln sich gewöhnlich vier oder fünf an einem Blatte.

Bei Trichomanes pinnatum Hedw. (Fig. 47) unterbleibt die Fiederung am oberen Teil des Blattes, der in gleicher Weise verlängert ist und am Boden hinkriecht, ganz, da die Knospen, wie wir sahen, an Stelle der Fiedern entstehen. Die Zahl der Knospen, die hier an einem Blatt sich bilden, ist noch bedeutend größer als bei den vorigen.



Fig. 47. Trichomanes pinnatum Hedw. Pflanze mit knospenden Blättern. Verlängerung der Rhachis fiederlos, am Boden kriechend.
(Nach einer Photographie des Herrn Garteninspektor Othmer.)

Als äußerstes Extrem wären hier die Farne mit monopodialen Blattausläufern anzuschließen, die gar keine Fiedern mehr tragen und sich durch plagiotropen Wuchs auszeichnen. Sie stellen entschieden das höchste Maß der Anpassung an die Aufgabe der vegetativen Vermehrung dar, deren ein Farnblatt fähig ist, was jedoch nicht ausschließt, daß andere, nicht in so weitgehendem Maße angepaßte Formen ihr Ziel ebenso sicher erreichen, denn es dient nicht für alle Verhältnisse dasselbe, und jeder Typus kann nur im Zusammenhang mit den äußeren Bedingungen richtig gewürdigt werden. Aber das dürfen wir wohl annehmen, daß bei den kleinen Epiphyten der Darea-Gruppe, bei

denen die monopodialen Ausläufer hauptsächlich vorkommen, kein anderer Modus der vegetativen Vermehrung die Erhaltung der Art in gleichem Grade sichern würde.

Während wir bei allen bis dahin genannten Farnen eine deutliche Abhängigkeit der Stellung der Knospen vom Verlauf der Leitungsbahnen und von der zu erfüllenden Aufgabe nachweisen konnten, will das in zwei Fällen, die ich deshalb gesondert anführe, nicht gelingen. Bei Ceratopteris thalictroides Brongn. und Hemionitis palmata L. entstehen nämlich die Knospen in den Buchten der Blätter und auch in den Kerben der einzelnen Lappen. Die Hauptabschnitte der Blätter von Hemionitis palmata sind von stärkeren Nerven durchzogen, die in ihre Spitze hinauslaufen; die dazwischen liegenden Partien der Blattspreite werden durch ein Netz von unter sich gleich starken, anastomosierenden Leitungsbahnen durchzogen, ohne daß eine Begünstigung der Buchten zu erkennen wäre. Die jungen Blätter zeigen frühzeitig Randwachstum. Die Randzellen teilen sich durch abwechselnd tangentiale und radiale Wände, die gleichwertige oder ungleichwertige Schwesterrandzellen liefern. Von den letzteren teilt sich die eine normal weiter, während in der anderen nur noch tangentiale Wände auftreten. Diese Zelle streckt sich in radialer Richtung weniger als die daneben liegenden, aus ihren Nachbarzellen hervorgehenden Partien und führt dadurch zur Bildung einer Bucht. Während die übrigen Randzellen bald zu Haaren auswachsen und in Dauerzustand übergehen, bleibt diese Zelle embryonal, und aus ihr scheint nachher die Knospenanlage hervorzugehen. Die Buchten an den Blättern von Ceratopteris thalictroides scheinen nach dem von Kny[14]) gezeichneten Zellnetz in ähnlicher Weise zu entstehen, und wahrscheinlich werden auch die Knospen in gleicher Weise angelegt. Die Knospenanlagen von Hemionitis palmata bleiben auf sehr verschiedenen Entwicklungsstadien stehen. Während die in den tiefsten Buchten sitzenden leicht von bloßem Auge wahrgenommen werden können, lassen sich andere nur mit dem Mikroskop als kleine Zellhöckerchen erkennen und noch andere sind vielleicht bloß in Gestalt der embryonal gebliebenen Zelle am Grunde einer kleineren Bucht vorgebildet. Jedenfalls treiben immer viel mehr Knospen aus, als vorher nachgewiesen werden können, sobald man die Blätter auf feuchte Erde legt. Ich erzielte an einzelnen Blättern bis zu 27, während man makroskopisch immer nur etwa 4—5 Anlagen sieht.

Wenn Sadebeck[17]) sagt, „bei Ceratopteris entstehen die Adventivknospen selbst dann sehr leicht, wenn das Blatt von der Pflanze losgelöst in einem feuchten Raume sich selbst überlassen wird“, so

handelt es sich dabei wohl ebenfalls nur um eine Weiterentwicklung vorhandener Anlagen und nicht etwa um Regeneration, wie bei den an Begoniablättern auftretenden Knospen.

Für diese beiden Farne können wir also erkennen, daß die Anlage der Adventivknospen in den Buchten mit der Art des Blattwachstums zusammenhängt, indem die Knospen da auftreten, wo das Gewebe am längsten embryonal bleibt.

Die Anlage der Knospen erfolgt überhaupt in allen bis jetzt entwicklungsgeschichtlich untersuchten Fällen nur aus embryonalem Gewebe. Die Knospenbildung wird, so weit wir sie kennen, immer schon eingeleitet, wenn das Farnblatt erst wenige Millimeter lang ist*) und vollzieht sich an Wedeln, die zahlreiche Knospen hervorbringen, in akropetaler Folge.

Die Knospen stehen an den Farnblättern, soweit sie nicht an den Flanken der Rhachis oder an der Spitze des Blattes oder einer Fieder inseriert sind, fast ausnahmslos auf der Oberseite. Die Angabe Velenovskys[53]), daß diejenigen von Asplenium bulbiferum auf der Unterseite sitzen, ist unrichtig und seine eigene Abbildung (nach Heinricher) zeigt eine Fieder dieses Farnes mit zwei Knospen auf der Oberseite**). Es gibt allerdings einige Farne, die ihre Knospen wirklich auf der Unterseite der Blätter tragen, wie z. B. Asplenium Belangeri Kze. und Aspidium Cameroonianum Wall. (z. T.). Auch sind bei einigen Farnvarietäten beblätterte Knospen neben den Sporangien in einem Sorus sitzend beobachtet worden, so bei Nephrodium erythrorsum Eat. var. monstrosum und bei Athyrium filix femina L. var. plumosum subvar. elegans. Sadebeck[48]) hat dieselben als Übergänge von der Soralaposporie zu der Adventivknospenbildung aufgefaßt. Sie haben aber zur Aposporie offenbar keinerlei Beziehung; dies wäre nur der Fall, wenn eine Verkettung von Aposporie und Apogamie vorhanden wäre, worauf aber nichts hindeutet. Das Auftreten von Adventivknospen an diesen ungewöhnlichen Orten erklärt sich auf einfache Weise dadurch, daß hier noch embryonales Gewebe vorhanden ist, wenn die übrigen Teile des Blattes schon in Dauerzustand übergegangen sind.

Velenovsky will beobachtet haben, daß die Adventivknospen an Farnblättern gewöhnlich mit der Sterilität des Farnes zusammenhängen.

---

*) Nur Rostowzew macht eine abweichende Angabe. Ber. der deutschen bot. Gesellsch. 1894.

**) Die falsche Angabe ist jedenfalls der Zusammenfassung Sadebecks in Engler-Prantl entnommen, wo sie sich ebenfalls findet.

Er stützt sich dabei auf Wahrnehmungen an Asplenium bulbiferum und Asplenium viviparum. Ich muß demgegenüber nochmals betonen, daß man eine solche Frage durchaus nicht nach Befunden an Gewächshauspflanzen erledigen kann, sondern nur an Material von natürlichen Standorten. Aber auch wenn diese Bedingung erfüllt wäre, würden zwei vereinzelte Beobachtungen noch keineswegs zu einem so allgemeinen Schluß berechtigen. Die wenigen Angaben, die über diesen Punkt in der bot. Literatur zu finden sind, beziehen sich wohl ausschließlich auf Treibhauspflanzen und zum Teil sogar auf Gartenformen, die schon gar nicht maßgebend sein können. Ich kann diesen zweifelhaften Daten entgegen halten, daß ich an einer sehr großen Zahl von knospenden Farnen keinerlei Beeinträchtigung der Sporenbildung durch die Knospenbildung wahrnehmen konnte. Die knospenden Blätter trugen ebenso reichlich Sporen, wie nicht knospende, und die Zahl der Knospen war an sterilen Blättern nicht größer als an fertilen. Allerdings kann eine Arbeitsteilung eintreten, wie wir bei Fadyenia prolifera sahen, doch ist es sehr wohl möglich, daß diese zwischen Sporenbildung und Assimilation eingetreten ist (wie bei Struthiopteris germanica) und daß sie bedingt hat, daß in diesem vereinzelten Falle die Knospen nur an sterilen Blättern auftreten, weil sie an den anderen nutzlos wären. Jedenfalls ist ja auch dieser Farn durchaus nicht steril.

Allerdings halte auch ich, wie an anderer Stelle bereits angedeutet, es durchaus nicht für unmöglich, daß eine ausschließlich vegetative Vermehrung zuletzt zur Reduktion der Sporenbildung und zum Verlust der Keimfähigkeit der Sporen führen kann. Aber bis jetzt kennen wir noch keinen einzigen Fall dieser Art, der einer eingehenden Kritik standzuhalten vermöchte.

Auch die Behauptung Velenovskys, daß die Adventivknospen an Blättern bereits bei fast allen Farnen konstatiert worden seien, ist viel zu allgemein. Wenn auch das Auftreten der Adventivknospen an Blättern eine viel verbreitetere Erscheinung ist, als man gewöhnlich annimmt, was wohl am besten aus der nachfolgenden Zusammenstellung hervorgeht, so gibt es doch nicht nur Arten und ganze Gattungen, sondern sogar Familien, von denen wir bis jetzt keinen einzigen Vertreter mit solchen Knospen kennen.

In der Regel treten die Knospen an den Farnblättern erst auf, wenn die Pflanze eine gewisse Stärke erreicht hat, doch beobachtete Druery auch welche an Keimpflänzchen einer Varietät von Athyrium filix femina.

Das Auftreten der Knospen ist jedenfalls in vielen Fällen in hohem Grade von äußeren Umständen abhängig, und es fiel mir beim Durchgehen des Herbarmaterials mehrfach auf, daß die Exemplare einer Art zum Teil regelmäßig Knospen trugen, während von gewissen Standorten nur nichtknospende Exemplare vorhanden waren. Meist waren aber die Standortsangaben zu unzulänglich, als daß man daraus Schlüsse auf die bestimmenden Faktoren hätte ziehen können. Gewöhnlich scheint jedoch die Knospenbildung an das Vorhandensein eines gewissen Maßes von Feuchtigkeit gebunden zu sein und an trockenen Standorten ganz zu unterbleiben. Ein solcher Fall ist auch bereits von Goebel[33]) angeführt worden, und Jenman[27]) hat die Ansicht ausgesprochen, daß es in einzelnen Arten zur Ausbildung knospender und nichtknospender Rassen gekommen sei, von denen die letzteren trockenere Standorte bewohnen. Die knospenden, feuchtigkeitsliebenden Formen sollen ihre Neigung zur Knospenbildung beibehalten, wenn man sie als Trockenpflanzen kultiviert.

Die reichlich knospenden Farne sind fast ausschließlich Bewohner feuchter, schattiger Wälder und bevorzugen hauptsächlich die Ufer der Wasserläufe. Auf den Blättern der xerophilen Farne scheinen dagegen im allgemeinen gar keine Knospen gebildet zu werden.

Zusammenfassung der wichtigsten entwicklungsgeschichtlichen Ergebnisse.

1. Spitzenknospen sind nachgewiesen für Adiantum Edgeworthii, Adiantum caudatum, Adiantum lunulatum, Adiantum capillus junonis, Asplenium prolongatum, Aneimia rotundifolia, Scolopendrium rhizophyllum, Fadyenia prolifera.

2. Bei den untersuchten Adiantumarten und bei Asplenium prolongatum geht die Sproßscheitelzelle der Knospe direkt aus der Blattscheitelzelle hervor. Bei den Adiantumarten entspringen die ersten drei Blätter jeder Knospe aus dem verdickten Ende des Mutterblattes außerhalb des neuen Vegetationspunktes; für Asplenium prolongatum ist dies nur für das erste Blatt nachgewiesen. Die ersten Wurzeln entstehen endogen auf der Konvexseite der Spitze des Mutterblattes, die späteren am Stamm der Knospe.

3. Bei den übrigen drei Farnen geht die Blattspitze frühzeitig zum Randwachstum über; die Randzellen werden nachher zu isodiametrischen Zellen aufgeteilt und die Blattspitze wird dabei beträchtlich verdickt. Auf der höchsten Stelle des Scheitels bildet sich die Sproßscheitelzelle der Knospe.

Bei Aneimia rotundifolia können Blattanlagen auftreten, ehe die Sproßscheitelzelle vorhanden ist; auch hier entstehen die ersten Blätter (bis zu sechs!) unabhängig vom Sproßscheitel, aber doch in normaler Orientierung zu diesem und in gesetzmäßiger Anordnung. Bei Scolopendrium rhizophyllum wurden zwei vom Knospenscheitel unabhängig auftretende Blätter nachgewiesen.

4. Alle diese Farne, mit Ausnahme von Fadyenia prolifera, verlängern die Rhachis der knospenden Blätter in auffallender Weise, so daß die Knospe an der Spitze derselben den Boden berühren muß, wo sie sich zu einer selbständigen Pflanze entwickelt. Bei Fadyenia prolifera wird dieses Ziel erreicht, indem die knospenden Blätter sich dem Boden anschmiegen.

5. Bei den untersuchten Adiantumarten und bei Asplenium prolongatum eilt das erste Knospenblatt den andern im Wachstum bedeutend voraus und bringt, wie auch die folgenden Blätter, gleichfalls eine Knospe hervor. Bei Asplenium prolongatum tritt bei einzelnen Formen eine Arbeitsteilung ein, die zu weitgehender Reduktion der Fiederzahl an den knospenden Blättern, ja sogar zum gänzlichen Verlust der Fiederung und zur Bildung von sympodialen Ausläufern führen kann.

Aneimia rotundifolia, Scolopendrium rhizophyllum und Fadyenia prolifera bilden an ihren Knospen zuerst eine Anzahl von Primärblättern und dann erst knospende Blätter.

6. Bei Trichomanes pinnatum entstehen die Knospen zu beiden Seiten der verlängerten Rhachis an Stelle der Fiedern und gehen, wie diese, aus den Randzellen hervor.

7. Asplenium obtusilobum und Asplenium Mannii bilden nichtknospende Laubblätter und knospende, fiederlose Blattausläufer in periodischem Wechsel.

8. Die Scheitelzelle der Blattausläufer wird nicht zur Bildung der Knospen aufgebraucht, sondern diese werden nur in deren Nähe angelegt. Sie gehen bei Asplenium Mannii (wie bei Trichomanes pinnatum) aus den Randzellen hervor, während sie bei Asplenium obtusilobum auf der Oberseite entstehen. Die Ausläufer sind also bei beiden Farnen Monopodien mit theoretisch unbegrenztem Wachstum.

9. Das erste Knospenblatt entsteht bei beiden Farnen unabhängig vom Knospenscheitel.

10. Durch Entfernen der Spitze eines Ausläufers von Asplenium obtusilobum läßt sich an seiner jüngsten Knospe die erste Blattanlage, die sonst ausnahmslos zu einem Laubblatt wird, in einen Blattausläufer umwandeln.

Verzeichnis von Farnen mit Knospenbildung an den Blättern, nach der Stellung der Knospen geordnet.*)

Knospen nur an der Basis der Spreite.

Asplenium integrifolium Prl.
„ plantagineum Sw.
„ Virchowii Kuhn
Hemionitis cordata Roxby.
Pteris pedata L.

Knospen an der Rhachis in den Fiederwinkeln (oder an der Basis der Fiedern).

Acrostichum sorbifolium L.[45])
Aspidium caducum Wall.
„ Cameroonianum Wall. (auch auf den Rippen der Fiedern 1. Ordnung und zwar oft auf ihrer Unterseite)
„ fraxinifolium Schrad.
„ subinerme Kze.
Asplenium Belangeri Kze.
„ caudatum Forst. (auch auf der Spreite)
„ celtidifolium Kze. (oft auch auf der Unterseite der Endfieder)
„ decussatum Sw.
„ hirtum Kaulf. (auch etwa auf den Fiedern)
„ monanthemum L.
„ multijugum Wall.
„ projectum Kze.[2])
„ protensum Sw.
„ tenerum Forst.
Cystopteris bulbifera Bernh.
Phegopteris sparsiflora Bernh.[43])
Trichomanes diffusum Bl. }
„ proliferum Bl. } Kn. einzeln auf der Rhachis, Etagen bildend[34]).

Knospen auf der Spreite.

Asplenium bifidum Presl.
„ bulbiferum Forst.
„ dimorphum Kze.
Asplenium enatum Brack.[2])
„ lineatum Sw.
„ viviparum Presl.
Ceratopteris thalictroides Brongn. }
Hemionitis palmata L. } am Rande in Buchten.

Knospen in geringer Zahl nur am oberen Teil der Rhachis, meist nur eine einzige an der Basis der Endfieder oder in der Nähe der Spitze.

Asplenium emarginatum Beauv.[10])
„ Finlaysonianum Hk.
„ longicauda Hk.
„ Poolii Bk.
Pteris radicans Christ[46])
Acrostichum virens Wall.
} auch am Ende jeder Seitenfieder je eine Knospe

*) Die Gruppierung wurde nach den Befunden am Herbarmaterial des pflanzenphysiologischen Instituts München vorgenommen; die Bearbeitung eines größeren Materials dürfte zu manchen Verschiebungen führen. Wo die eigene Anschauung fehlte, ist auf die Autoren verwiesen, auf die sich die betr. Angabe stützt.

Die Farne, an denen nur in ganz vereinzelten Fällen Knospen beobachtet wurden, sind nicht in diese Liste aufgenommen, da die Knospenbildung dort nicht als normal gelten kann.

Acrostichum Gaboonense Hk.[45])
„ Hamiltonianum Wall.
„ Linnaeanum Hk.[10])
„ punctulatum Sw.
„ semicordatum Bk.
Aspidium aculeatum Sw.
„ auriculatum Sw.
„ effusum Sw.
„ plantagineum Grieseb.
„ platyphyllum Prl.
„ proliferum R. Br.
Asplenium amboinense Willd.
„ anisophyllum Kze.[2])
„ bantamense Bl.
„ Clarkei Atk.
„ commutatum Mett.
„ compressum Sw.
„ Drègeanum Kze.
Asplenium erectum Bory.
„ Feei Kze.[2])
„ Gautieri Hk.[2])
„ gemmiferum Schrad.
„ lunulatum Sw.
„ macrophyllum Sw.[2])
„ normale Don.
„ paradoxum Bl.
„ persicifolium J. Sm.[2])
„ regulare Sw.
„ resectum Br.
„ Thunbergii Kze.[38])
„ vittaeforme Cav.[2])
„ vulcanicum Bl.
„ Zenkerianum Kze.
Nephrodium deflexum J. Sm.
Polybotrya appendiculata Bedd.[46]).

Knospen seitlich an der verlängerten Rhachis.

Acrostichum flagelliferum Wall. (auch auf der Spreite)
Asplenium longissimum Bl.
Polypodium proliferum Prsl.
„ reptans Sw.
Trichomanes botryoides Kaulf.[48])
„ dimorphum[48])
„ elegans Rich.[9])
„ pinnatum Hedw.

Eine Knospe an der Spitze der verlängerten Rhachis.

Adiantum calcareum Gardn.[25])
„ capillus junonis Rupr.
„ caudatum L.
„ deflectens Mart.[25])
„ delicatulum Mart.[25])
„ Edgeworthii Hk.
„ lunulatum Burm.
„ pumilum Sw.[25])
„ rhizophorum Sw.[25])
„ rhizophytum Schrad.[25])
„ Schweinfurthii Kuhn.[25])
„ soboliferum Wall.[25])
Aneimia radicans Raddi
„ rotundifolia Schrad.
„ Warmingii Prantl.[21])
Aspidium Krugii Kuhn.
„ rhizophyllum Prl.
Asplenium alatum H. B.
„ depauperatum Fee.[2])
„ flabellifolium Cav.
„ flabellulatum Kze.
„ galipanense Hieron.[52])
„ Gibertianum Hk.[10])
Asplenium Hallii Hk.[10])
„ Karstenianum Klotzsch[52])
„ laciniatum Don.[2])
„ paleaceum R. Br.[2])
„ prolongatum Hk.
„ radicans Sw.
„ rhachirhizon Raddi
„ rhizophorum L.
„ rhizophyllum Kze.[2])
„ rutaceum Mett.[10])
„ Sandersoni Hk.
„ setosum Pr.[2])
Fadyenia prolifera Hk.
Polystichum craspedosorum Max.
„ lepidocaulon Hk.
„ Maximowiczii Bk.[48])
„ Plaschnikianum Kze.[2])
„ trapezoides Sw.
„ triangulum Sw.
Scolopendrium rhizophyllum Hk.
„ sibiricum Hk.[10])
„ pinnatum J. Sm.[46]).

Knospen an fiederlosen Blattausläufern.

Asplenium Kraussii Moore [38])
„ Lauterbachii Christ.
„ Mannii Hk.
„ obtusilobum Hk.
„ quitense Hk. (?)

Literatur.

1. 1840—47. Kunze, G., Die Farnkräuter in kolorierten Abbildungen. (Supplement zu Schkuhrs Farnkr.)
2. 1846. Hooker, Spezies filicum.
3. 1849. Kunze, G., Knollenbildungen an den Ausläufern der Nephrolepis-Arten. Bot. Ztg. 1849, pag. 881.
4. 1851. Braun, A., Die unterirdischen Stolonen von Struthiopteris germanica. Betrachtungen über d. Erscheinung d. Verjüngung in d. Natur, pag. 115.
5. 1854. Hooker, A century of ferns.
6. 1857. Hofmeister, W., Beiträge zur Kenntnis der Gefäßkrypt. II. Abhdlg. d. math.-phys. Klasse d. k. sächs. Ges. d. Wissensch., Leipzig 1857.
7. 1861. Stenzel, K. G., Untersuchungen über Bau und Wachstum der Farne. II. Über Verjüngungserscheinungen bei den Farnen, pag. 40/41.
8. 1861. Mettenius, G., Über Seitenknospen bei Farnen. Abhdlg. d. mathem.-phys. Klasse d. k. sächs. Ges. d. Wissensch., Leipzig 1861.
9. 1862. Hooker, Garden ferns.
10. 1864. Ders., A second century of ferns.
11. 1864. Mettenius, G., Über die Hymenophyllaceae. Abhdlg. d. math.-phys. Klasse d. k. sächs. Ges. d. Wissensch., Leipzig 1864.
12. 1874. Bailey, Handbook to the Ferns of Queensland.
13. 1874. Sachs, Lehrbuch der Botanik, 4. Aufl., pag. 175.
14. 1875. Kny, L., Die Entwicklung der Parkeriaceen, dargestellt an Ceratopteris thalictroides Brongn. Nova acta Ks. Leop.-Carol. Akad. d. Naturf., Bd. XXXVII, No. 4.
15. 1875. Prantl, Untersuchungen zur Morphologie der Gefäßkryptog. I. Heft. Die Hymenophyllaceen, pag. 28.
16. 1878. Heinricher, E., Über Adventivkn. an der Wedelspreite einiger Farne. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wissensch. zu Wien, Bd. LXXVIII.
17. 1880. Sadebeck, in Schenks Handbuch d. Bot., Bd. I, pag. 267.
18. 1881. Zimmermann, Über die Scheitelzelle an den Adventivknospen einiger Farnarten. Bot. Zentralbl., Bd. VI, pag. 175.
19. 1881. Heinricher, E., Erwiderung auf A. Zimmermanns Aufsatz: „Über die Scheitelzelle an den Adventivknospen einiger Farnarten". Bot. Zentralblatt, Bd. VI, pag. 358.
20. 1881. Ders., Die jüngsten Stadien der Adventivknospen an der Wedelspreite von Asplenium bulbiferum Forst. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wissensch. zu Wien, Bd. LXXXIV.
21. 1881. Prantl, K., Untersuchungen zur Morphologie der Gefäßkryptog. II. Heft. Die Schizaeaceen.
22. 1882. Goebel, K., Grundzüge der Systematik und speziellen Pflanzenmorphologie, pag. 234 ff.

23. 1882. Druery, C. T., Proliferous Ferns. The Gardeners Chronicle, Vol. XVIII, pag. 781.
24. 1883. Ders., Proliferous Lady Ferns. The Florist and Pomolog, No. 61.
25. 1883. Hooker and Baker, Synopsis filicum.
26. 1885. Druery, C. T., Proliferous Ferns. The Gardeners Chronicle, Vol. XXIV, pag. 244.
27. 1885/86. Jenman, Proliferation in Ferns. The Gardeners Chronicle, Vol. XXIV, pag. 371.
28. 1886. Lachmann, P., Recherches sur la morphologie et l'anatomie des fougères. Comptes rendus de l'Acad. des sciences de Paris, T. CI, pag. 603.
29. 1886. Trécul, Nature radiculaire des stolons des Nephrolepis. Réponse à M. Lachmann. Comptes rendus de l'Acad. des sc. de Paris, T. CI, pag. 915.
30. 1886. Watson, Root Proliferation. The Gardeners Chronicle, Vol. XXV, pag. 201.
31. 1889. Lachmann, Contributions à l'histoire naturelle de la racine des fougères.
32. 1889. Luerssen, Die Farnpflanzen Deutschlands, Österreichs und der Schweiz. Rabenhorsts Kryptogamenflora.
33. 1889. Goebel, K., Pflanzenbiologische Schilderungen. I., pag. 203.
34. 1890. Giesenhagen, Die Hymenophyllaceen. Flora 1890, pag. 429.
35. 1890. Rostowzew, Umbildung von Wurzeln in Sprosse. Flora 1890.
36. 1890. Velenovský, Bemerkungen zur Morphologie der Farnrhizome. Sitzungsbericht der k. böhm. Ges. d. Wiss., mathem.-naturw. Kl., 1890.
37. 1892. Rostowzew, Beiträge zur Kenntnis der Ophioglosseen. I. Ophioglossum vulgatum L.
38. 1892. Sim, The Ferns of South Afrika.
39. 1894. Matouschek, Die Adventivknospen an den Wedeln von Cystopteris bulbifera (L.) Bernh. Österr. bot. Zeitschr., 44. Jahrg., No. 4.
40. 1894. Penzig, Pflanzen-Teratologie. Bd. II, pag. 518 ff.
41. 1894. Rostowzew, Untersuchungen betr. die Entwicklungsgeschichte und Keimung der Adventivknospen von Cystopteris bulbifera (L.) Bernh. Ber. d. deutschen bot. Gesellsch. 1894, pag. 45 ff.
42. 1894. Heinricher, E., Wahrung der Priorität zur Frage über die Entwicklungsgeschichte der Adventivknospen bei Farnen. Bot. Zentralbl., Bd. LX, pag. 334 u. Ber. d. deutschen bot. Ges. 1895, pag. 112.
43. 1895. Sadebeck, Über die knollenartigen Adventivbildungen auf der Blattfläche von Phegopteris sparsiflora Hk. Ber. d. deutschen bot. Ges. 1895.
44. 1896. Goebel, K., Hecistopteris, eine verkannte Farngattung. Flora 1896, pag. 67.
45. 1896. Sadebeck, Filices Camerunianae Dinklageanae. Jahrb. der Hamburger wiss. Institute, Beiheft XIV.
46. 1897. Christ, Die Farnkräuter der Erde.
47. 1901. Goebel, K., Organographie, II, pag. 448.
48. 1902. Engler u. Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien, I. Teil, IV. Abt.
49. 1902. Goebel, K., Über Regeneration im Pflanzenreich, pag. 388 ff. Biolog. Zentralbl., Bd. XXII.
50. 1903. Bayer, A., Zur Morphologie der Rhizome von Pteris aquilina. Sitzungsber. d. k. böhm. Ges. d. Wiss. 1903.
51. 1905. Campbell, The structure and developement of Mosses and Ferns.
52. 1905. Hieronymus, Aspleniorum species novae et non satis notae. Hedwigia, Bd. XLIV, pag. 193 und Tafel VI.
53. 1905. Velenovský, Allgemeine Morphologie der Pflanzen.

Die Wachstumsrichtungen einiger Lebermoose.

Von Dr. **B. Němec** in Prag.

(Mit 9 Figuren im Text.)

Die höheren Pflanzen (von den Moosen aufwärts) werden hauptsächlich durch zwei äußere Faktoren orientiert, nämlich durch die Schwerkraft und das Licht. Die übrigen Richtungsreize spielen eine sehr unbedeutende Rolle. Es gibt sehr wenige höhere, grüne Pflanzen, bei welchen weder die Schwerkraft, noch das Licht orientierend wirkt; es scheint, daß Viscum album, nachdem es das Keimungsstadium überschritten hat, das Beispiel einer solchen Pflanze vorstellt. Meist haben sie das Vermögen, wenigstens auf einen von den genannten Reizen zu reagieren, die Achsen sind meist sowohl geotropisch, als auch heliotropisch. Und wenn auch öfters am Licht der Geotropismus in Hintergrund tritt, so äußert er sich doch sehr deutlich im Dunkeln, besonders wenn da ein negativer Geotropismus auftritt. Aber auch plagiotrope resp. homalotrope Achsen, die sonst am Licht wachsen, reagieren im Dunkeln, wo sie ihren Plagiotropismus behalten können, sehr gut, wie wir das in meinem Institute an den Ausläufern von Ranunculus repens gesehen haben (Spisar 1905, pag. 13, 14).

Es sind Pflanzen bekannt, deren grüne Teile sich am Licht so verhalten, wie wenn dieselben gar nicht geotropisch wären, und doch zeigt ihr Verhalten im Dunkeln, daß sie einer geotropischen Reaktion wohl fähig sind. Das gilt besonders für die plagiotropen Pflanzenteile; es sei in dieser Beziehung auf die verschiedenen Blätter der Gefäßpflanzen hingewiesen. Man kann allerdings nicht ohne weiteres wissen, ob wirklich alle plagio-heliotropen Pflanzenteile geotropisch sind, es könnte denn sein, daß sie im Dunkeln desorientiert erscheinen würden. Ich weiß nicht, ob bei den Moosen und den Gefäßpflanzen Stämmchen und Äste bekannt sind, welche bloß heliotropisch wären und im Dunkeln ohne irgendwelche Orientation wachsen würden. Wenn oberirdische Achsen von Gefäßpflanzen und Stämmchen, Äste, sowie Thalli von Moosen im Dunkeln überhaupt wachsen, so haben sie sich in den bisher genauer untersuchten Fällen als geotropisch erwiesen, wobei sie

meist orthotrop sind, oder wenn sie plagiotrop bleiben, sehr steil schräg aufwärts wachsen, d. h. einen ganz kleinen Winkel mit der Lotlinie schließen. Das gilt bei Gefäßpflanzen häufig auch für Blätter, resp. die Blattstiele, besonders wenn die zugehörige Achse selbst keiner intensiven Verlängerung fähig ist, wie das z. B bei den Farnen, Cycadeen[1]) und anderen Gefäßpflanzen der Fall ist. Ich verweise in dieser Beziehung auf die neue große Arbeit von Mac Dougal (1903), wo man für das eben Gesagte verschiedene Beispiele finden wird.

Pflanzen, welche im Dunkeln wachsen würden, ohne einer geotropischen Reaktion fähig zu sein, könnten in mehreren Richtungen wichtige Aufschlüsse geben. Erstens in bezug auf die Frage nach der Art der Perzeption des geotropischen Reizes. Zweitens in der Frage nach der biologischen Bedeutung der Etiolierungserscheinungen. Sie könnten weiter gut die spontanen Nutationen der Pflanzen zum Ausdruck bringen, welche sonst unter dem Eindrucke von Richtungsreizen verdeckt werden.

Solche Pflanzen habe ich unter den Lebermoosen entdeckt und will hier einen kurzen Bericht über meine diesbezüglichen Erfahrungen erstatten. Seit längerer Zeit beschäftige ich mich mit dem Studium der Symmetrieverhältnisse sowie der Wachstumsrichtungen der Moose. Zahlreiche Arten wurden in bezug auf ihr Verhalten beim Lichtabschluß untersucht. Es lassen sich die untersuchten Moose in zwei große Gruppen einteilen. Einige Arten wachsen im Dunkeln fast gar nicht. Von diesen sei z. B. Hypnum cupressiforme, molluscum, Anomodon attenuatus, Pellia epiphylla, Metzgeria conjugata genannt. In die zweite Gruppe gehören Arten, welche auch unter Lichtabschluß wachsen können. Man kann auch hier zwei Gruppen unterscheiden. Einige Arten wachsen nur in den ersten Tagen nachdem sie ins Dunkel übertragen wurden, zeigen nur einen geringen und beschränkten Zuwachs, z. B. Plagiochila asplenioides, Fissidens adiantoides. Der Zuwachs beträgt bei der letzteren Art meistens etwa 1 mm, auch wenn die Pflanze mehrere Monate unter Lichtabschluß gehalten wird. Von Etiolierungserscheinungen zeigte diese Art keine Spur. In zahlreichen Versuchen verhielt sich auch die sehr verwandte Art Fissidens decipiens ganz ähnlich. Aber als ich einmal aus der Natur gebrachte Individuen im Herbst 1904 ins Dunkel übertrug, zeigten einige Pflanzen ein länger andauerndes Wachstum; sie

---

1) Ich habe von Farnen mehrere Versuche mit Blechnum brasiliense angestellt. Auch die im Dunkeln erwachsenen Blätter erscheinen plagiotrop, obzwar sie einen sehr kleinen Winkel mit der Lotlinie schließen. Ähnlich verhalten sich die Blätter von Cycas revoluta. Sie bleiben chlorophyllos, ihre Blättchen bleiben dauernd eingerollt.

wuchsen nämlich etwa einen Monat lang orthotrop aufwärts und erschienen blaß gelblichgrün, ihre Blätter waren ganz klein, die Internodien ein wenig gestreckt. Diese Pflanzen etiolierten also. Die zweite Abteilung bilden Arten, welche unter Lichtabschluß stark und ziemlich lange, zuweilen monatelang wachsen und etiolieren. Als Beispiel seien nachfolgende Arten angeführt: verschiedene Arten von Mnium, Dicranum scoparium (wird orthotrop und radiär), Hypnum crista castrensis, Hylocomium splendens, Bryum argenteum, Trichocolea tomentella, Lejeunia serpyllifolia, Lophocolea bidentata, Pellia calycina, Aneura pinguis, Marchantia polymorpha, Lunularia cruciata, Preissia commutata, Fegatella conica, Corsinia marchantioides. Daß sich sehr nahe verwandte Arten ganz verschieden verhalten können, beweist der Fall mit Pellia calycina und epiphylla. Die erste Art wächst unter Lichtabschluß sehr schnell und lange, während Pellia epiphylla im Dunkeln überhaupt nicht wächst. Ich habe den Versuch im Sommer, Herbst und auch im Winter angestellt, mehrere Monate die Pflanzen im Dunkeln gelassen, sie zeigten kein Wachstum [1]).

Von den Moosen, welche im Dunkeln wachsen, erwiesen sich die meisten als geotropisch. Über die Art der Reaktion werde ich an einer andern Stelle referieren, hier sei nur erwähnt, daß jene Pflanzen, welche im Dunkeln ein ganz geringes Wachstum zeigen, wie z. B. Fissidens adiantoides, auch nur eine unvollständige geotropische Reaktion auszuführen imstande sind. Desto wichtiger ist der Umstand, daß es auch Moose gibt, welche im Dunkeln lange und ziemlich intensiv wachsen, ohne geotropisch zu reagieren. Es sind dies die Jungermanniazeen Lophocolea bidentata und Lejeunia serpyllifolia. Die letztere Art habe ich auch fruchtend untersuchen können. Auch die Kapsel von Aneura pinguis ist nicht geotropisch, was besonders darum interessant ist, weil der vegetative Thallus selbst stark geotropisch reagiert.

Schon Schimper (1883, pag. 160) hat Versuche über das Etiolement von einigen Moosen angestellt. Er sagt, das Anthoceros laevis und verschiedene Laubmoose (Mnium affine, Hypnum-Arten) bei gänzlichem Lichtabschluß üppig weiter wachsen und lange, nur von ganz winzigen Blättern besetzte Zweige erzeugten, welche alle schön grüne Farbe besaßen.

---

1) Ich muß jedoch bemerken, daß ich die Pflanzen nicht mikroskopisch gemessen habe; es ist möglich, daß sie während der ersten Tage ein ganz geringes Wachstum aufweisen, das mit Hilfe von mikroskopischen Messungen festzustellen wäre. Jedenfalls kann der Gesamtzuwachs unter Lichtabschluß nicht 0,5 mm überschreiten.

Auch Goebel (1898, pag. 201) hat ein Wachstum von Jungermanniazeen unter Lichtabschluß beobachtet. Er bemerkt, daß bei einigen Jungermanniazeen mit stark longitudinal inserierten Blättern die Verschiebung dieser Insertion selbst bei etiolierten Sprossen nicht eintritt.

K. Bittner (1905, Sep., pag. 2 ff.) hat von Lebermoosen nur frondose Formen auf ihr Verhalten im Finstern untersucht. Von Laubmoosen hat sie hauptsächlich Mnium rostratum untersucht; sie gibt auch an, daß Sphagnum cymbifolium und Fontinalis antipyretica im Finstern nicht wachsen.

Ich finde jedoch keine Angabe, wie sich die Jungermanniazen im Dunkeln gegen die Schwerkraft verhalten. Nur Frank (1870) gibt an, daß sich Lophocolea bidentata im Dunkeln aufrichtet, wobei es sich sicher bloß um eine hyponastische Krümmung gehandelt hat. Er hat auch mit Marchantia Etiolierungsversuche angestellt.

Als ich systematisch das Verhalten der Moose im Dunkeln untersuchte, schien es mir zunächst, daß eben jene Moose ausgiebig und eine längere Zeit im Dunkeln zu wachsen vermögen, welche in ihrem Körper eine größere Menge von Stärke ablagern. Aber dies hat keine allgemeine Geltung, denn es stellte sich heraus, daß auch Lophocolea bidentata und Lejeunia serpyllifolia ausgiebig im Dunkeln wachsen, obzwar sie keine deutlich nachweisbare Stärke in ihrem Körper ablagern. Außerdem besitzt Pellia epiphylla mindestens ebenso viel Stärke in ihrem Thallus wie Pellia calycina, und sie wächst doch nicht im Dunkeln.

I.

Ich will zunächst das Verhalten der Pflanzen im Dunkeln und am Licht besprechen, wobei nur einige Versuche in extenso, die meisten nur summarisch angeführt werden sollen. Zunächst soll Lophocolea bidentata besprochen werden.

In einem Versuche wurden am 27. März 1904 aus der Natur gebrachte Pflanzen von Lophocolea bidentata, die schräg aufwärts in einem lockeren Rasen wuchsen, ins Dunkle übertragen[1]. Am 5. April zeigen die Pfllanzen deutliche Zuwächse. Sie sind meist hyponastisch gekrümmt, d. h. ihre Spitze ist hakenförmig oder sogar spiralig eingekrümmt, wobei die Unterblätter (Amphigastrien) an der konvexen Seite der Krümmung liegen. Zahlreiche Stämmchen wurden horizontal

---

1) Die Pflanzen wurden in bedeckten Glasdosen, deren Boden mit feuchtem Kieselsand bedeckt war, kultiviert. Die Dosen kamen in verschlossene Zinkgefäße und diese wurden in einen hölzernen, innen mit Zinkblech beschlagenen Dunkelkasten gebracht.

gelegt, andere mit ihrer Spitze abwärts orientiert. Am 8. April untersucht, zeigen sie gar keine geotropische Reaktion, auch die Hyponastie ist nicht mehr zu beobachten, die Pflanzen wachsen verschiedenartig gekrümmt in allen möglichen Richtungen. Diese Unregelmäßigkeit ist am 27. April noch größer. Die Pflanzen wurden bis zum 15. Juli 1904 im Dunkeln gelassen. Die Länge des etiolierten, in den verschiedensten Richtungen wachsenden Teiles betrug bis 16 mm. Zu bemerken ist, daß auch kein Hydrotropismus bei diesen Pflanzen festzustellen war.

Zu denselben Resultaten führten Versuche, welche ich im letzten Winter (1905/6) angestellt habe. Es wurden am 19. Dezember 1905 Pflanzen von Lophocolea bidentata ins Dunkle übertragen. Schon am 22. Januar 1906 zeigen sie ein deutliches Wachstum, der Zuwachs beträgt etwa 1—2 mm. Der neu zugewachsene Teil ist unregelmäßig gekrümmt, ich konnte keine Hyponastie erkennen. Am 7. Februar beträgt der Zuwachs schon 3—4 mm, die Endteile der Pflanzen sind nach allen Seiten gekrümmt. So ist eine Pflanze hakenförmig direkt nach unten gekrümmt, das Stämmchen wächst also nach unten. Andere wachsen ungefähr horizontal, jedoch zeigen sie in der horizontalen Ebene eine unregelmäßig spiralige Einkrümmung. Seltener wachsen die Pflanzen aufwärts. Am 17. Februar betragen die Zuwächse etwa 5—7 mm, an den Pflanzen läßt sich keine gesetzmäßige Orientation feststellen. In derselben Kultur befanden sich auch einige Mnium-Pflanzen. Dieselben wuchsen ganz streng negativ geotropisch aufwärts, in der von Schimper und Bittner angegebenen Form.

Die Pflanzen wurden in allen Versuchen in verschlossenen Glasdosen oder unter kleinen (10 cm hohen) Glasglocken kultiviert, so daß auf dieselben wohl eine gleichmäßige relative Luftfeuchtigkeit eingewirkt hat.

Bei typischen, am Licht wachsenden Pflanzen sind die Blätter in zwei Reihen angeordnet[1]), fast in einer Ebene ausgebreitet, stark schräg inseriert und herablaufend. Die Unterblätter sind immer vorhanden, sie sind ziemlich groß und tief gespalten, obzwar sie in den Einzelheiten ihrer Form recht variieren. Die Blätter sind ziemlich weit voneinander entfernt, so daß sie sich zuweilen mit ihren Rändern nicht einmal decken. Die Stämmchen sind lang, unter dem Scheitel verästelt. Entweder kriechen sie am Substrat oder wachsen (bei Vorderbeleuchtung) schräg aufwärts im lockeren Rasen.

Im Dunkeln werden bei etiolierten Pflanzen ihre Blätter bedeutend kleiner, wie das der Vergleich von Fig. 1 und 2 zeigt. Dabei nimmt

---

1) Vergleiche Velenovský, Die Lebermoose Böhmens, II, pag. 3, 4, 1902.

die Größe der Blätter entweder allmählich ab (Fig. 3), oder es können plötzlich beim Anfang des Etiolements sehr kleine Blätter erscheinen, denen dann wieder ein wenig größere folgen, welche natürlich immer noch beträchtlich kleiner sind als jene, die sich an normal beleuchteten Pflanzen entwickeln. Das letztere geschieht bei Pflanzen, welche beim Übertragen ins Dunkle zunächst auf eine längere Zeit ihr Wachstum einstellen, worauf sie dann plötzlich zu wachsen beginnen. Dabei geschieht es auch, daß die normale Endknospe überhaupt nicht weiter wächst, sondern durch adventive, nahe am Ende entstehende Zweige ersetzt wird. Wenn hingegen die Pflanzen nach dem Übertragen ins Dunkle keine längere Unterbrechung ihres Wachstums erleiden, dann werden auch allmählich kleinere Blätter erzeugt (Fig. 3), die dann häufig ein bestimmtes minimales Maß erreichen. So stammen die in Fig. 2 mit bezeichneten Blätter von einer Pflanze, deren etiolierter Teil 16 mm lang war; die Blätter selbst waren etwa 5 mm unter der Spitze inseriert. Sie dürften die kleinsten ausgewachsenen Blätter sein, welche ich an meinen etiolierten Pflanzen beobachtet habe. Die Unterblätter werden im Dunkeln ebenfalls kleiner als am Licht, aber anfangs verkleinern sie sich relativ nicht so sehr wie die Blätter selbst. Das erhellt gut aus dem Vergleiche der Figuren 1a und 3. Später werden aber auch die Unterblätter stark reduziert. An der bedeutend schrägen, fast longitudinalen Insertion der Blätter verändert das Etiolement nichts. Darin stimmen meine Beobachtungen mit jenen von Goebel (l. c.) überein. Die etiolierten Blätter stehen fast flügelförmig

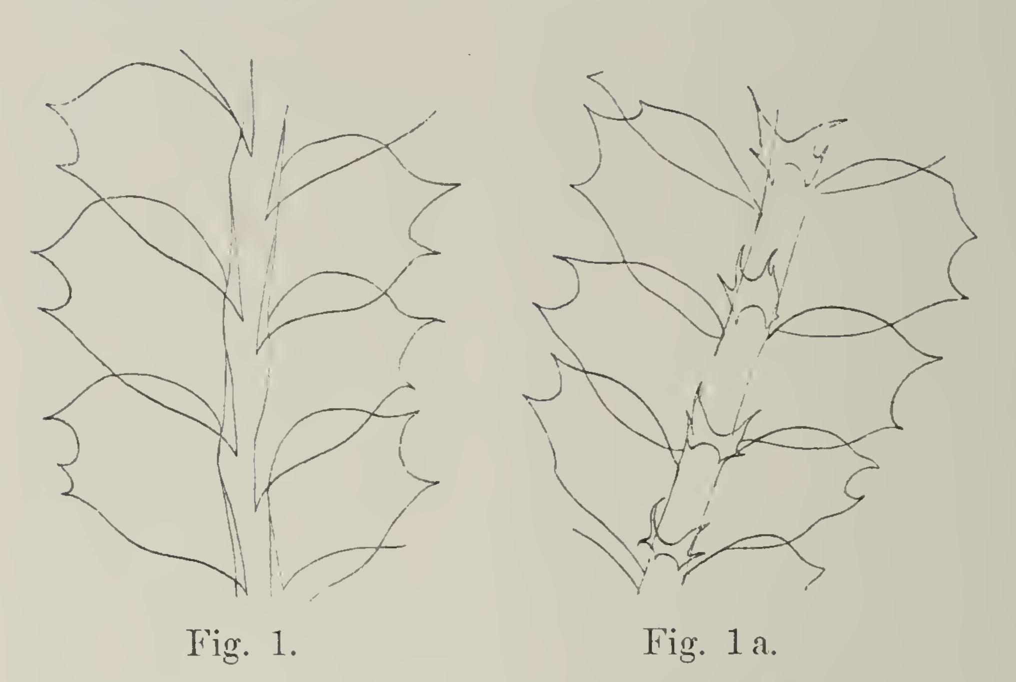


Fig. 1. Fig. 1a.

Fig. 1. Lophocolea bidentata von oben; 1a von unten.

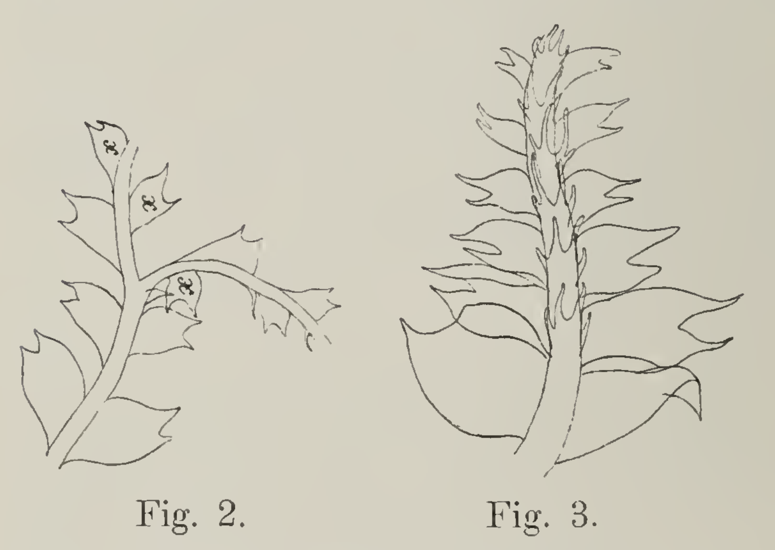


Fig. 2. Fig. 3.

Fig. 2. Völlig etiolierter, gegabelter Sproß von Lophocolea bidentata.

Fig. 3. Lophocolea bidentata. Übergang vom normalen zum etiolierten Teil.

von den Stämmchen ab, sie führen im Dunkeln keine auffallenderen Nutationen aus.

Bei zahlreichen Pflanzen, so besonders bei vielen Dikotyledonen, aber auch bei einigen Monokotyletonen (vergl. Mac Dougal 1903, Massart 1903) verlängern sich im Dunkeln sehr stark die Internodien, so daß die Abstände der Blätter oder der einzelnen Wirtel voneinander bedeutend größer sind als bei Pflanzen, die am Licht erwachsen sind. Ich habe auf diesen Punkt hin, dem auch eine ökologische Bedeutung zukommen kann, besonders geachtet und bei mehreren Pflanzen die Internodien gemessen, was am bequemsten dadurch geschieht, daß man die Entfernungen der Insertion einzelner Unterblätter voneinander bestimmt. Ich gelangte jedoch zu keinem bestimmten Resultate. Bei einigen Exemplaren waren die Abstände zwischen einzelnen Unterblättern am etiolierten Teile größer als am Licht, bei anderen war es umgekehrt; schließlich waren auch bei einigen gar keine durchschnittlichen Unterschiede vorhanden.

In der nachfolgenden Tabelle sind die Abstände zwischen den Unterblättern einiger gemessener Pflanzen zusammengestellt (in Millimetern), wobei die fett gedruckten Zahlen auf am Licht erwachsene, die übrigen auf etiolierte Teile sich beziehen. Bei den ersten drei Pflanzen war der Übergang von dem am Licht erwachsenen zum etiolierten Teile plötzlich erfolgt, bei den drei übrigen ist er allmählich gewesen.

I	II		III	IV	V	VI
1,03	**1,20**		**1,20**	**1,15**	**0,91**	**0,79**
1,00	**0,91**		**0,82**	**1,22**	**1,08**	**1,00**
0,98	**0,93**		**0,72**	**0,72**	**1,10**	**1,10**
1,00	**1,03**		0,53	**1,08**	**1,93**	**0,96**
1,03	**0,89**		1,08	**0,83**	**1,03**	**0,99**
0,48	**0,82**		1,22	**0,77**	**1,17**	**0,96**
1,15	0,48	0,48	1,20	**0,72**	**1,03**	**1,00**
1,44	0,67	0,53	1,18	0,60	**0,72**	**0,79**
1,42	1,22	0,60	1,17	0,60	**0,69**	0,48
1,22	1,08	1,22	1,25	0,55	**0,72**	0,43
1,20	1,10	1,05	1,13	0,50	0,60	0,61
1,00	1,10	0,96	1,22	0,60	0,36	0,60
1,18	0,96	0,72	0,73	0,74	0,53	0,68
1,20	1,00	0,60	0,34	0,72	0,67	0,60
1,06	0,72			0,98	0,69	0,68
1,08	0,26			0,89	0,69	0,60
0,57				0,83	0,67	0,48
0,34				0,60	0,69	0,71
				0,43	0,55	0,57
					0,45	0,48
					0,52	
					0,55	
					0,62	

Die zweite Pflanze (II) hat sich nach dem Übertragen ins Dunkle dichotomisch verzweigt. Die letzten zwei Internodien der etiolierten Pflanzen waren meist wohl noch nicht ganz ausgewachsen, daher ihre Kürze.

Bei zahlreichen Pflanzen gewahrt man, daß sie sich nach dem Übertragen ins Dunkel dichotomisch verzweigen, wobei jedoch ein Zweig meist kürzer bleibt und bald sein Wachstum einstellt oder viel schwächer wächst als der andere.

Sowohl bei diesen im Dunkeln kultivierten Pflanzen, als auch bei den beleuchteten, in Glasdosen am Fenster wachsenden Pflanzen handelt es sich bei der Verzweigung um eine Endverzweigung (Leitgeb 1875, pag. 22). Die jungen Seitensprosse sind von Anfang an schwächer als der Hauptsproß, ihre Auszweigung findet unter einem spitzen, gegen den Scheitel des Hauptsprosses offenen Winkel statt. An ihrer Basis ist keine Scheide zu sehen, die auf ihren endogenen Ursprung schließen ließe, ihr Gewebe geht ganz gleichmäßig in das Gewebe des Tragsprosses über. Leitgeb (1875, pag. 24) betont, daß derartige Seitenzweige bei Lophocolea bidentata selten vorkommen, was wohl für die Verhältnisse, unter denen Lophocolea in der Natur wächst, gelten wird. Die Aste, welche in meinen Kulturen entstanden, waren nicht an der Ventralseite inseriert, sondern an dem Seitenrande des Tragsprosses. Ihr erstes Unterblättchen erschien ebenfalls deutlich zur Seite verschoben (Fig. 4), woraus zu folgern ist, daß die Dorsiventralitätsebene des Seitenzweiges eine andere ist als jene des Tragstämmchens. Um eine wirkliche Dichotomie handelt es sich hier also nicht. Bei Pflanzen, welche an einseitigem Licht wachsen, orientiert der Seitenzweig seine Dorsiventralitätsebene natürlich nach den eben herrschenden Beleuchtungsverhältnissen, meist also ebenso, wie der Hauptsproß.



Fig. 4. Endverzweigung eines etiolierten Stämmchens von Lophocolea bidentata. U_1 = erstes Unterblättchen des „Seitenzweiges“.

Lejeunia serpyllifolia, mit zahlreichen Sporogonanlagen, wurde am 27. März ins Dunkel gegeben. Am 5. April läßt sich ein schwacher Zuwachs beobachten. Die Pflanzen sind hyponastisch gekrümmt. Am 27. April sind die Pflanzen ganz unregelmäßig gekrümmt, von einer regelmäßigen Hyponastie ist jedoch nichts zu sehen, obzwar natürlich hyponastisch gekrümmte Stämmchen unter den verschiedenartig gekrümmten Individuen auch jetzt vorkommen. Unterdessen haben sich

auch die Kapseln samt ihren Stielen entwickelt, die Kapseln öffnen sich auch im Dunkeln. Auch sie zeigen keine geotropische Orientation, sie wachsen im Gegenteil in allen möglichen Richtungen, obzwar sie meist gerade sind.

Sowohl die Stämmchen als auch das Sporogon sind frei von Stärke. In den Rhizoiden, die ebenfalls nicht geotropisch reagieren, sind im Endteile zahlreiche Eläoplasten vorhanden. Bei Lophocolea enthalten die ebenfalls ageotropischen Rhizoiden in ihrem Ende meist 2—3 Eläoplasten (seltener 1—4). Die ganze Pflanze enthält auch sonst keine leicht beweglichen, spezifisch schwereren Körperchen.

Weitere Versuche wurden mit Aneura pinguis angestellt. Die üppigen bandförmigen Thalli dieser im März 1904 bei Neu-Paka (Nordostböhmen) gesammelten Art waren mit ziemlich vielen, jedoch noch im Kelch verborgenen Sporogonanlagen versehen. Zahlreiche Thalli wurden am 27. März 1904 ins Dunkel an feuchten Sand horizontal gelegt (Temperatur 12—16 ° C.). Schon nach 48 Stunden sind ihre etwa 1 mm langen Endteile scharf orthotrop aufwärts gerichtet, wobei noch kein Anzeichen einer Verschmälerung des Thallus festzustellen ist. Hierauf wächst der Thallus, sich schnell verschmälernd, steil schräg aufwärts (nach weiteren 4 Tagen beträgt der Zuwachs schon durchschnittlich 1,5 mm). Der ursprünglich 5—7 mm breite Thallus ist am 7. April ungefähr nur 1,5—2 mm breit, doch noch immer deutlich abgeflacht. Am 13. April beträgt der schmal bandförmige Zuwachs 11—20 mm, er ist hellgrün, enthält ziemlich viele Chlorophyllkörner und im Grundgewebe der jüngeren Teile zahlreiche und im unteren Teile der Zellen angehäufte Stärkekörner. Doch ist der etiolierte Thallus keineswegs gerade, vielmehr schwach wellenförmig gekrümmt. Es scheint, daß sich der Thallus zuweilen epinastisch krümmt, hierauf jedoch geotropisch aufgerichtet wird. Jedenfalls wächst er nie orthotrop aufwärts, sondern steil plagiotrop. Die sehr kurz bleibenden Rhizoide (sie erreichen in feuchter Luft kaum die Länge von 2 mm) sind wohl ageotropisch, sie wachsen in allen Richtungen vom Mutterkörper ab.

Die Pflanzen besassen, wie schon erwähnt wurde, im Kelch verborgene Sporogone, welche jedoch, nachdem die Pflanzen ins Institut gebracht wurden, wo sie einer Temperatur von 12—16 ° C. ausgesetzt wurden, bald zu wachsen begannen. Es wurden nun am 27. März 9 Uhr vormittags zwei Sporogone an einen um die vertikale Achse rotierenden Klinostaten (Umlaufszeit 10 Minuten) horizontal gelegt [1])

[1]) In allen Versuchen (auch in denen mit Pellia) wurden die Sporogone samt einem mindestens 1 cm langen Stück des Tragsprosses abgeschnitten oder mit dem ganzen Tragsproß in Verbindung gelassen.

und der Apparat dicht ans Fenster gestellt. In der nachfolgenden Tabelle ist ihre Länge [1], sowie das Datum der Messung (vm. = vormittags, nm. = nachmittags, m. = mittags) angegeben.

	I. Sporogon	II. Sporogon	Krümmung
27. März 9 Uhr vm.	11	10	horizontal gelegt
29. „ 9 „ „	12	10,5	deutlich aufwärts (um 20—25°) gekrümmt
30. „ 9 „ „	12,5	11	Die Krümmung bei I 45°, bei II 30°
31. „ 9 „ „	13	11	„ „ „ I 50°, „ II 43°
1. April 6 „ nm.	15	12,5	„ „ „ I 85°, „ II 70°
2. „ 6 „ „	35	14	„ „ „ II 75°
3. „ 6 „ „	55	39	
4. „ 6 „ „	—	66	

Beim ersten Sporogon war am 2. April nur an der Basis des Kapselstieles, und zwar in dem im Kelche enthaltenen Teile, die ursprüngliche Krümmung erhalten. Sonst befand sich der Stiel im ganzen in horizontaler Lage; er war allerdings schraubig gewunden, wobei die basale Windung am größten war, die übrigen viel kleiner (Fig. 5 a). Dieses Sporogon wurde mikroskopisch untersucht, es enthielt keine Stärke. Das zweite Sporogon war am 2. März stark aufwärts gekrümmt; diese Krümmung ist in der Nacht vom 2. auf den 3. April fast völlig verloren gegangen. Der Kapselstiel ist schraubenförmig gekrümmt, im ganzen jedoch horizontal (Fig. 5 c). Von oben betrachtet zeigt er eine starke Krümmung nach rechts (Fig. 5 b). Die Kapselstiele waren immer rechtswindend. Sie zeigen außerdem eine starke, am Verlaufe der Zellreihen erkennbare Torsion.

Gleichzeitig (27. März) mit diesen zwei Sporogonen wurden zwei andere horizontal auf feuchten Sand gelegt und ins Dunkel gegeben. Sie zeigen zunächst eine langsame Streckung, der dann ebenso wie bei den vorigen Exemplaren eine sehr rasche definitive Verlängerung folgt, wie das aus der nachfolgenden Tabelle zu ersehen ist.

	I. Sporogon	II. Sporogon	Krümmung
27. März 9 Uhr vm. ursprüngliche Länge	12 mm	10 mm	horizontal gelegt
29. „ 6 „ nm. . . .	19 „	11 „	keine Aufwärtskrümmung
30. „ 9 „ vm. . . .	39 „	11,5 „	„ „
31. „ 9 „ „ . . .	45 „	12,5 „	„ „
2. April $8^3/_4$ Uhr vm. . .	—	15,5 „	„ „
2. „ 12 „ m. . .	—	16 „	„ „
2. „ 6 „ nm. . .	—	17 „	„ „
3. „ $8^3/_4$ „ vm. . .	—	32 „	„ „

1) In Millimetern, von der Basis des Kelches bis zum Scheitel der Kapsel.

Vor der raschen definitiven Streckung waren beide Sporogone gerade, sie verblieben in der ursprünglichen horizontalen Lage ohne eine Aufwärtskrümmung aufzuweisen. Sie behielten im ganzen diese Lage auch nach der Streckung, obzwar sie wieder schraubig gewunden erschienen.

Die Sporogone erweisen sich als stark positiv heliotropisch und führen schon kurz bevor die Kapseln aus dem Kelch herauskommen bei dauernd einseitiger Beleuchtung die entsprechenden Krümmungen prompt aus. Geht die rasche definitive Streckung am Tage vor sich, so erscheinen einige Stiele fast gerade, andere zeigen ganz schwache Windungen. Diese fallen viel stärker aus, wenn die Streckung in der Nacht erfolgt, wobei die Stiele auch unregelmäßige Krümmungen aufweisen können (Fig. 5 d).

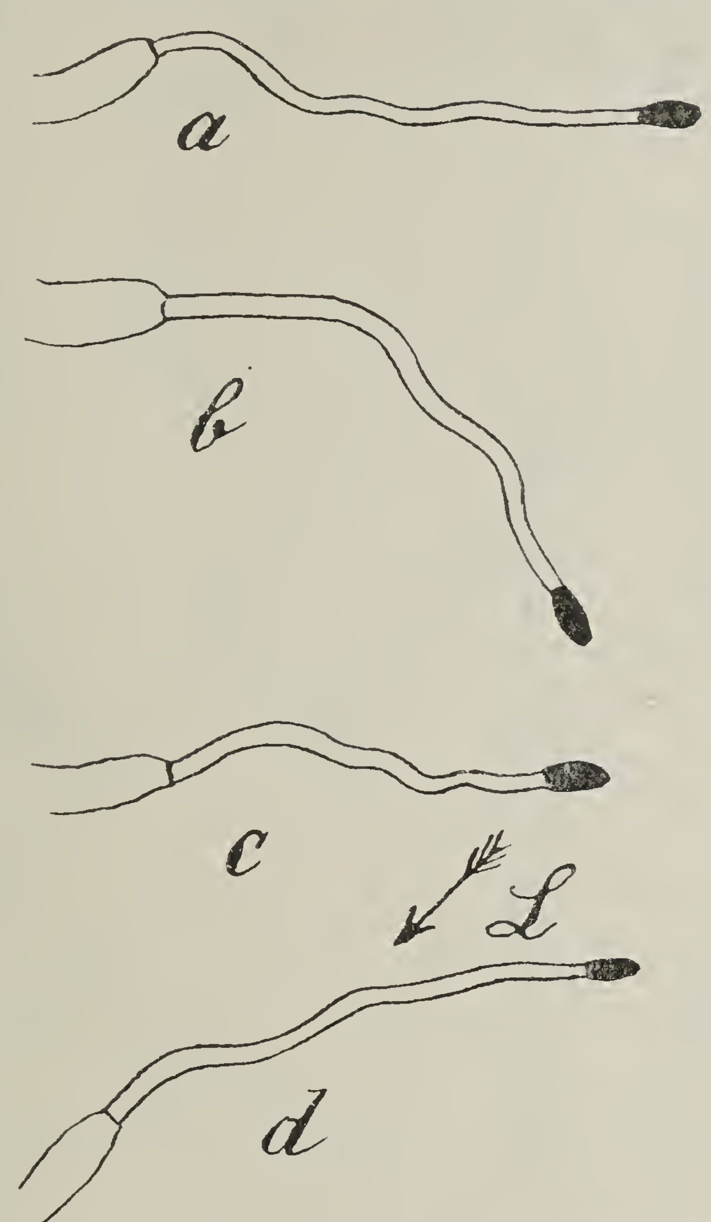


Fig. 5. Sporogone von Aneura pinguis. L = Richtung des stärksten Lichtes. Näheres im Text.

Die von mir mikroskopisch untersuchten Sporogone von Aneura besassen keine Stärke. Nur in den allerjüngsten, noch im Kelch ganz verborgenen Anlagen fand ich im Stiel eine sehr spärliche Stärkemenge. Dagegen besitzen die Thalli dieser Pflanze reichliche Stärke, welche in den jüngeren Teilen sehr gut unter dem Einfluß der Schwerkraft beweglich ist.

Zum Vergleiche mit Aneura pinguis wurde das Verhalten der Sporogone von Pellia calycina untersucht. Die in der kalten Abteilung meines Gewächshauses kultivierten Pflanzen entwickelten im Februar 1905 äußerst reichliche Sporogone, so daß ich zu zahlreichen Versuchen mit vorzüglichem Material versehen war.

Ich werde zunächst einige Versuche chronologisch anführen. Am 20. Februar wurden 9 Uhr vormittags Sporogone mit 4—7 mm langen Stielen ins Dunkle horizontal gelegt. Am 21. Februar 9 Uhr vormittags sind alle schwach (etwa um 15—25°) nach oben gekrümmt. Ihre Zuwächse betragen 1—2,5 mm. Am 22. Februar sind einige noch stärker

aufwärts gekrümmt, andere liegen ganz horizontal. Alle sind sehr schwach gewunden, von oben sieht man, daß der Endteil meist seitwärts gekrümmt ist. In Fig. 6 a und 6 b ist die Richtung und Form der Sporogone dargestellt. Ihre Länge betrug 1—2,6 mm. Am 23. Februar 9 Uhr vormittags erscheinen sie um 10—20 mm länger, ihre Aufwärtskrümmung hat nicht zugenommen, wohl jedoch die schraubige Windung und Torsion.

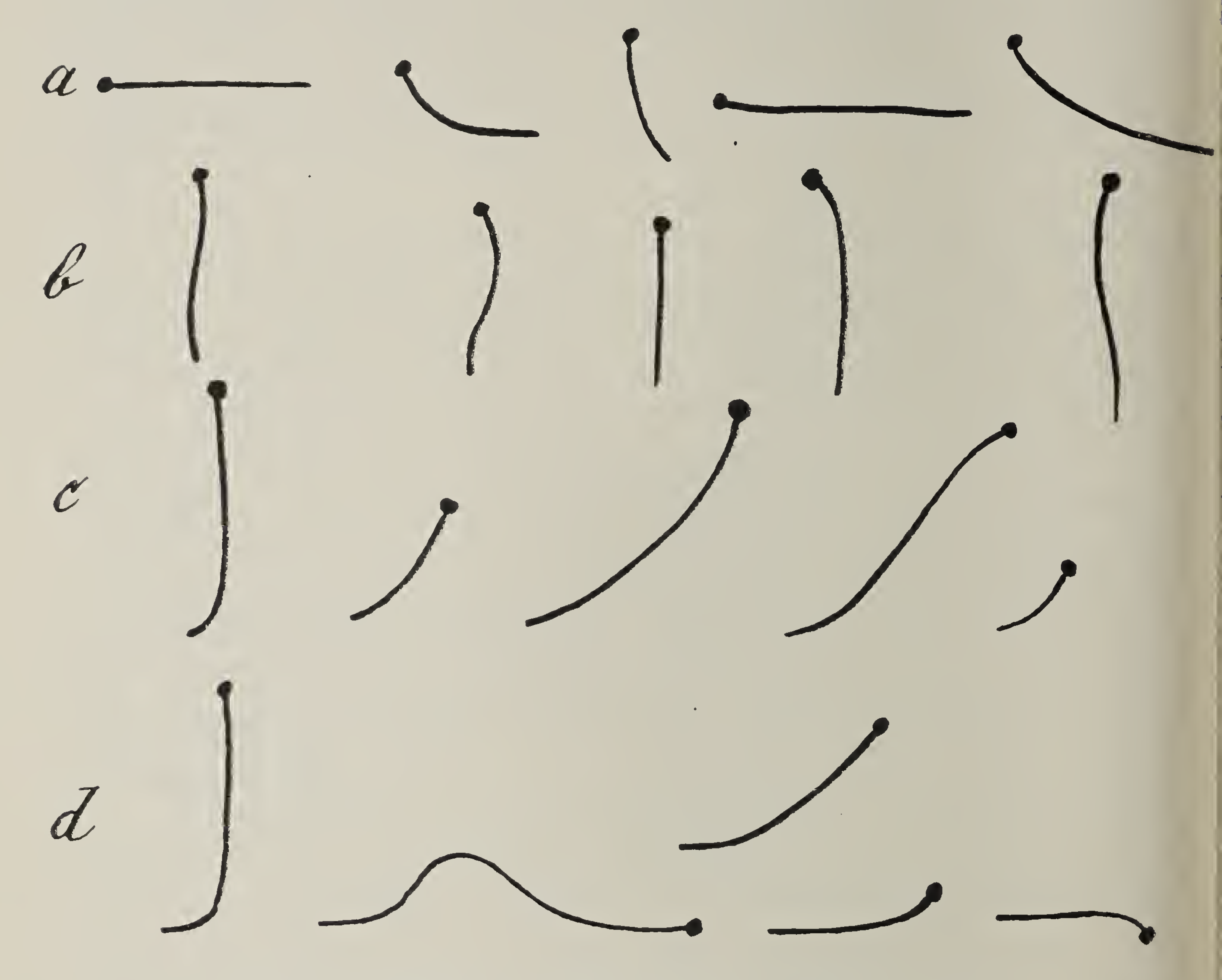


Fig. 6. Sporogone von Pellia calycina. Näheres im Text.

Es wurden dann, da bei den Sporogonen auf einen schwachen Geotropismus geschlossen werden konnte, die Kapselstiele mikroskopisch auf den Stärkegehalt untersucht. 4—7 mm lange Stiele enthalten in ihrer ganzen Länge und in allen Zellen reichliche Stärke, die jedoch in der Zelle meist diffus verteilt ist. Längere Stiele enthalten bloß in ihrem oberen, der Kapsel näher gelegenen Teile diffus verteilte Stärke. Einzelne Entwicklungsstadien enthalten bloß in der oberen Hälfte oder im oberen Drittel, Viertel, Fünftel Stärke, ausgewachsene Stiele enthalten keine Stärke mehr. Obzwar, wie gesagt, die Stärke

meist diffus in den Zellen verteilt war, ließ sich doch in einigen Zellen, besonders in den äußersten Rindenzellen (in der ersten unter der Epidermis gelegenen Zellschicht), eine Anhäufung der Stärkekörner im physikalisch unteren Teile der Zellen beobachten. Die Verhältnisse waren etwa die, wie sie L. Gius (1905) in der Stärkescheide s. str. der Blumenblätter von Clivia nobilis festgestellt hatte.

In den älteren Sporogonen sterben die zentral gelegenen Zellen

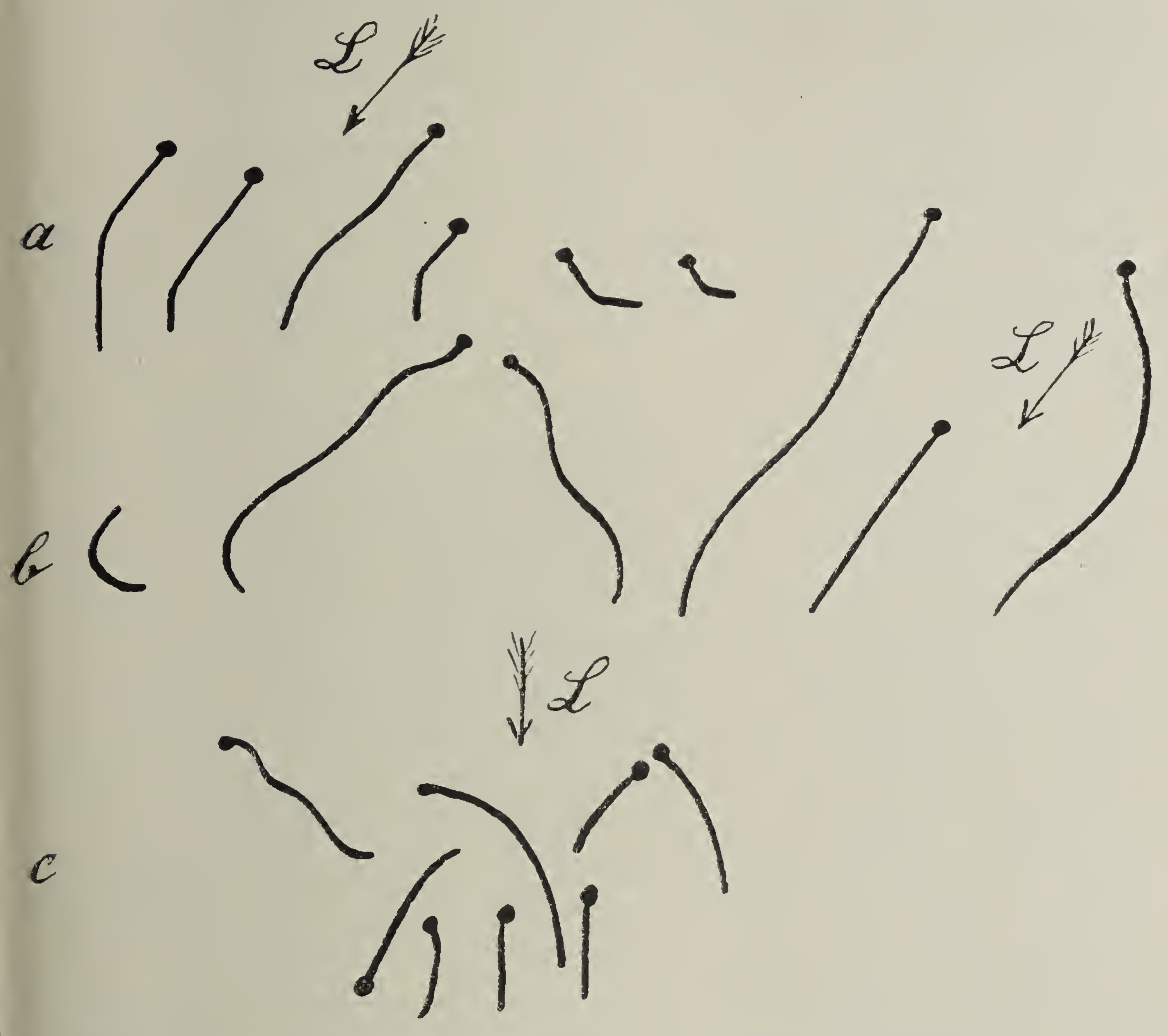


Fig. 7. Sporogone von Pellia calycina. L = Richtung des stärksten Lichtes. Näheres im Text.

ab, werden desorganisiert und bei der Torsion, wo die Sporogone bandartig abgeflacht werden, zusammengedrückt.

Dieser Versuch wurde wiederholt. Am 26. Februar wurden 10 Uhr vormittags 15—25 mm lange Sporogone ins Dunkel horizontal gelegt. Schon am 27. Februar $4\,^1/_2$ Uhr nachmittags sind alle aufwärts gekrümmt; am 28. Februar 9 Uhr vormittags erscheinen die meisten definitiv ausgewachsen, nur ein Sporogon ist ganz vertikal aufgerichtet, die übrigen sind schräg orientiert (Fig. 6 c). Gleichzeitig (27. Februar 9 Uhr vor-

mittags) wurden ähnliche Sporogone am Fenster einer dauernd einseitigen Lichtwirkung ausgesetzt. Um $4^1/_2$ Uhr nachmittags sind die meisten Sporogone streng positiv heliotropisch orientiert, zweie, die ursprünglich horizontal mit von der Lichtquelle abgewendeter Kapsel lagen, sind stark aufwärts gekrümmt (Fig. 7 a). Am 28. Februar 9 Uhr vormittags sind alle Sporogone streng positiv heliotropisch orientiert. Am 2. März sind sie schraubenförmig gewunden und, soweit sie ausgewachsen sind, unregelmäßig orientiert, so daß ihre ursprüngliche heliotropische Reaktion meist völlig verloren gegangen ist (Fig. 7 b), was besonders bei der Betrachtung von oben zu sehen ist (Fig. 7 c). Auch hier sind die Stiele rechts gewunden. Von den am 26. Februar ins Dunkel horizontal gelegten Sporogonen ist nur ein Exemplar völlig aufgerichtet, andere sind schräg aufwärts gekrümmt, andere horizontal oder sogar schwach abwärts gekrümmt; ein ausgewachsenes Exemplar ist schraubig gekrümmt und die Achse der Krümmung ist horizontal (Fig. 6 d).

Ich wollte mich weiter überzeugen, ob die Krümmungen, welche von den Sporogonen im Dunkeln ausgeführt werden, nicht vielleicht hydrotropisch sind. Es wurde auf den Boden einer Glasdose eine mit Wasser durchfeuchtete Torfplatte befestigt, auf diese dann Sporogone in horizontaler Lage angeheftet. Die Glasdose wurde dann umgekehrt auf eine Glasplatte im Dunkeln gelegt, so daß sich die Sporogone unter der Torfplatte befanden. Wenn es sich in den vorigen Versuchen um einen Hydrotropismus gehandelt hätte, so müßten die Sporogone jetzt abwärts gekrümmt sein. Der Versuch wurde am 28. Februar 10 Uhr vormittags angestellt. Am 28. Februar 4 Uhr nachmittags sind die meisten Sporogone gerade, einige schwach aufwärts (zur Torfplatte) gekrümmt. Am 1. März 9 Uhr vormittags sind einige Sporogone schwach aufwärts, andere schwach abwärts gekrümmt, einige aber ganz gerade. Um 4 Uhr nachmittags sind die meisten abwärts gekrümmt, einer gerade. Von oben betrachtet zeigen sie auch seitliche Krümmungen (Fig. 8 a, b). Am 2. März 9 Uhr vormittags sind alle aufwärts gekrümmt, soweit es ihnen natürlich die Torfplatte erlaubt hat. Doch sind sie auch seitwärts gekrümmt, die ausgewachsenen sind schraubig gewunden.

Dieser Versuch wurde noch einmal wiederholt, wobei a) wie im vorigen Versuche die Sporogone in horizontaler Lage unter einer Torfplatte horizontal angeheftet wurden, b) auf eine am Boden der Glasdose befindliche Torfplatte gelegt wurden, c) vertikal neben einer vertikal gestellten Torfplatte ($^1/_2$ cm von dieser entfernt), mit der Kapsel nach oben orientiert, gestellt wurden. Die Sporogone selbst waren ver-

schieden lang, der Versuch wurde im Dunkeln am 2. März 10 Uhr vormittags angestellt. Der Versuch a ergab ähnliche Resultate, wie der im vorigen Absatz beschriebene. Doch wurde eine Abwärtskrümmung nicht beobachtet. Im Versuche b wuchsen die Sporogone anfangs im ganzen vertikal aufwärts, am 3. März 9 Uhr vormittags waren unregelmäßige Krümmungen in verschiedenen Richtungen beobachtet, besonders ließ sich keine Orientierung zur feuchten Torfplatte feststellen (Fig. 8c). Dasselbe war am 4. März 9 Uhr vormittags zu beobachten. Am 5. März 9 Uhr vormittags sind die Kapselstiele

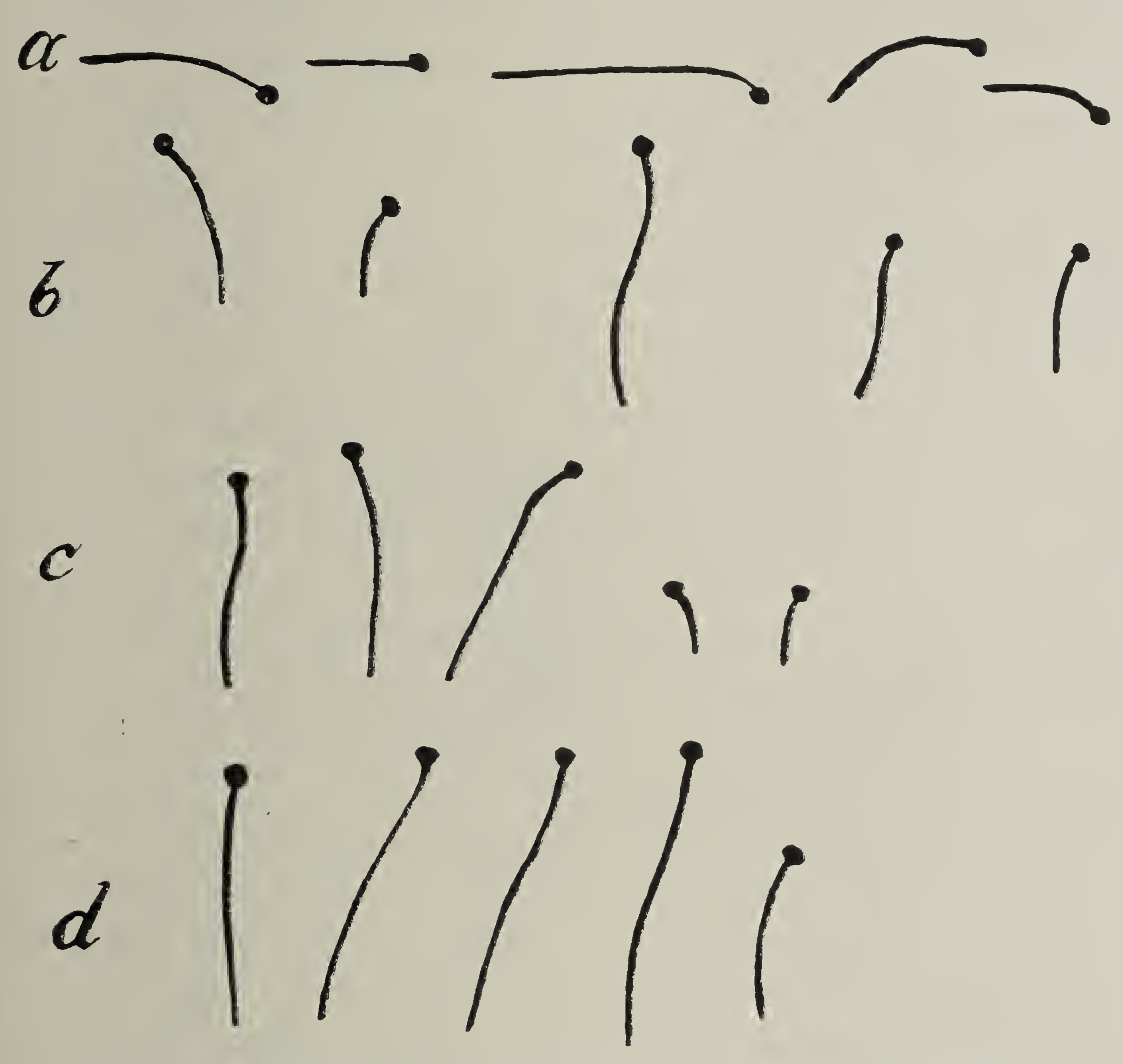


Fig. 8. Sporogone von Pellia calycina. Näheres im Text.

schraubig gekrümmt, ihr Endteil ist meist von der Torfplatte weg gekrümmt (Fig. 8d). Im Versuche c war schon am 2. März 3 Uhr nachmittags eine schwache Aufwärtskrümmung, jedoch in Kombination mit Seitenkrümmungen zu beobachten. Am 3. März 9 Uhr vormittags waren alle Sporogone etwa um 45° nach oben gekrümmt; während der nachfolgenden 24 Stunden hat ihre Krümmung zugenommen, doch sind dann auch ganz unregelmäßig gekrümmte Sporogone zu sehen, was am 5. März 9 Uhr vormittags noch auffallender ist.

Auch heuer (1906) bildeten die im kalten Gewächshause meines Institutes kultivierten Pflanzen von Pellia calycina Sporogone, so daß ich einige Versuche nochmals anstellen konnte. Die Sporogone erwiesen sich wiederum als sehr gut heliotropisch reizbar. Sie führen sehr leicht Überkrümmungen aus. Und zwar reagierten noch Pflanzen, die schon 60—70 % ihrer definitiven Länge erreicht haben und welche im Dunkeln keine geotropische Reaktion mehr ausführen. Die definitiv ausgewachsenen Kapselstiele waren bis 76 mm lang.

Ich habe einige Versuche angestellt, um zu erfahren, ob die Kapseln selbst für die heliotropische Reaktion irgend eine Bedeutung haben. Es hat sich gezeigt, daß dies nicht der Fall ist.

Ein Topf mit einer Kultur von Pellia calycina, welche zahlreiche 5—48 mm lange Sporogone besaß, wurde am 27. Februar 3 Uhr nachmittags aus dem kalten Gewächshause in eine Temperatur von 14—16° C. gebracht und ans Fenster gestellt. Am 28. Februar 9 Uhr vormittags sind alle Sporogone, außer den gänzlich ausgewachsenen, positiv heliotropisch gekrümmt. Der Mittelpunkt der Krümmung ist immer wenigstens einige Millimeter von der Kapselbasis entfernt. Es wurde nun zahlreichen Sporogonen entweder nur die Kapsel oder diese und ein 1—5 mm langes Stück der Seta entfernt. Den 7 mm langen Sporogonen wurde nur 1 mm, den längeren mehr von der Seta genommen. Es wurden nur 7—30 mm lange Sporogone operiert, um Gewißheit zu haben, daß die Pflanzen noch wachstums- und reaktionsfähig sind. Um $9^1/_2$ Uhr wurde der Topf um 180° um seine Längsachse gedreht, so daß die früher positiv heliotropisch gekrümmten Sporogone jetzt von der Lichtquelle abgewendet erscheinen. Um $11^1/_2$ Uhr sind die intakten ebenso wie die meisten operierten Sporogone genau positiv heliotropisch gekrümmt, von den operierten 9—12 mm langen Sporogonen, denen 2—3 mm von der Seta abgeschnitten wurden, sind einige positiv heliotropisch gekrümmt, andere wenigstens vertikal aufgerichtet. Es ließ sich feststellen, daß im ganzen die Krümmung bei den dekapitierten Sporogonen kaum merklich langsamer erfolgt als bei den intakten. Die ursprüngliche Krümmung ist ganz verschwunden. Am selben Tage um $2^1/_2$ Uhr nachmittags sind alle Sporogone entweder genau positiv heliotropisch gekrümmt oder die jüngeren zeigen eine Überkrümmung, so daß ihre Endteile sogar in horizontaler Lage sich befinden. Es wurden nun intakten und dekapitierten Sporogonen 3—6 mm lange Stanniolkäppchen aufgesetzt, der Topf ($2^3/_4$ Uhr nachmittags) wieder um 180° gedreht, so daß die Pflanzen von neuem heliotropisch gereizt wurden. Um $3^1/_2$ Uhr nachmittags sind alle noch wachsenden Sporo-

gone (es wurden 8—26 mm lange Sporogone zu dem Versuche verwendet) genau positiv heliotropisch gekrümmt. Einige 10—20 mm lange Sporogone wurden isoliert, mit 5—8 mm langen Stanniolkäppchen versehen und vertikal aufgerichtet. Es hat sich gezeigt, daß sich die Kapselstiele noch krümmen können, wenn ungefähr zwei Drittel der reagierenden Zone dem Lichteinfluß entzogen sind, allerdings wird da die Reaktion schon erheblich verlangsamt. Eine Verdunkelung der Kapsel sowie von 1—3 mm des oberen Teiles der Seta (bei 8—26 mm langen Kapselstielen) hatten keinen nennenswerten Einfluß auf die heliotropische Reaktion. Ebenso die Entfernung der Kapsel sowie des obersten Teiles der Seta, welcher für gewöhnlich an der Reaktion selbst nicht teilnimmt. Wenn hier durch die Dekapitation ein Wundshock erzeugt wird, so wird er wohl von sehr kurzer Dauer und sehr geringer Intensität sein.

Überblickt man die Resultate der mit Pellia calycina ausgeführten Versuche so muß man die Sporogone zunächst für stark positiv heliotropisch erklären. Sie vermögen ja schon in 7 $^1/_2$ Stunden die heliotropische Gleichgewichtslage vollkommen einzunehmen. Aber sie verlieren offenbar die heliotropische Orientierungsfähigkeit in der zweiten Hälfte ihrer definitiven Streckung, so daß stark gestreckte Sporogone ihre ursprünglich erreichte strenge Orientierung meist wieder ganz einbüßen.

Im Dunkeln zeigen die Sporogone meist eine Krümmung nach oben, doch ist zu betonen, daß nicht einmal ganz junge horizontal gelegte Sporogone die Vertikale erreichen, d. h. die Reaktion bleibt immer recht unvollkommen. Wie der Heliotropismus, geht auch die Fähigkeit zur Aufwärtskrümmung während der definitiven Streckung den Sporogonen verloren. Dabei führen die Sporogone autonome Nutationskrümmungen aus, welche schließlich mit einer schraubigen Windung verbunden sind. Jene Nutationen sind zunächst ganz unregelmäßig, so daß eine Aufwärtskrümmung durch eine Abwärtskrümmung abgelöst werden kann. Erst während der schnellen definitiven Streckung wird sie regelmäßiger und führt zu einer schraubigen Krümmung, welche jedoch auch nicht ganz regelmäßig ausgeführt wird.

Die Versuche, ob es sich bei der Aufwärtskrümmung um eine hydrotropische Reaktion handelt, haben ergeben, daß bei der Orientierung der Sporogone einer ungleichen Verteilung der Wasserdämpfe in der Atmosphäre keine nennenswerte Bedeutung zukommt. Wenn sich Sporogone von der feuchten Torfplatte wegkrümmen, so kann es sich um zufällig eben in dieser Richtung orientierte spontane Nutationen

handeln. Wenn die Sporogone in allen Richtungen nutieren können, so wäre es doch merkwürdig, wenn sie sich einmal auch von einem feuchten Gegenstande nicht wegkrümmen würden.

Wir kommen also zum Resultate, daß die Sporogone von Pellia calycina vor der definitiven Streckung stark positiv heliotropisch und nur schwach geotropisch sind. Jedoch nicht in dem Sinne, daß sie die heliotropische Krümmung schnell, die geotropische langsam ausführen würden. Das Merkwürdige ist, daß ihre geotropische Orientierung nie vollkommen ausgeführt wird, daß sie immer unvollständig und ungenau bleibt, auch wenn zum heliotropischen und geotropischen Versuche ungefähr gleich schnell wachsende Sporogone verwendet werden. Es ist weiter wohl einzusehen, daß es sich auch nicht um plagiotrope Organe handeln kann. Denn die Sporogone besitzen keine gesetzmäßige Ruhelage (in bezug auf die Lotrichtung). Sie sind physiologisch radiär, die ausgewachsene Seta erscheint jedoch von zwei Seiten abgeflacht. Man könnte den Sachverhalt so ausdrücken, daß der Geotropismus der Sporogone von Pellia calycina rudimentär ausgebildet ist.

Der Thallus von Pellia calycina wächst im Dunkeln sehr gut. Die schwachen, jedoch nie radiären etiolierten Thalli wachsen steil schräg aufwärts, wobei sie ebenso wie die etiolierten Thalli von Aneura pinguis wellenförmig verbogen erscheinen. Jedenfalls sind die Thalli stark geotropisch und führen sehr prompt die entsprechenden Krümmungen aus. Sie enthalten im Grundgewebe unter dem Scheitel reichliche leicht bewegliche Stärke.

In diesem Winter habe ich Gelegenheit gehabt, auch die Sporogone von Pellia epiphylla auf ihre Wachstumsrichtungen zu untersuchen. Die Pflanzen, welche im Oktober 1905 aus dem Freien ins kalte Gewächshaus gebracht wurden, zeigten im Winter reichliche Sporogonanlagen. Am 14. Februar 1906 waren noch alle im Kelch (der hier kürzer als bei Pellia calycina und Aneura pinguis ist) verborgen. Sie wurden in eine Temperatur von 12—15° C. überbracht, wo sie bald ein Wachstum zeigten.

Da mir reichliches Material zur Verfügung stand, so konnte ich verschiedene Versuche mehrmals anstellen. Hier will ich nur einige in extenso anführen, um die Wachstumsperiode zu demonstrieren; die übrigen sollen nur summarisch besprochen werden.

Zunächst wurden Sporogone (samt einem 1 cm langen Thallusstück) horizontal 1. auf den Klinostaten, 2. ins Dunkle, 3. in einseitig auffallendes Licht gelegt. Soweit die Sporogone ein deutliches Wachstum aufwiesen, zeigten sie am Klinostaten. eine rasche Aufwärtskrümmung,

die etwa in 29 Stunden vollbracht erschien; im Dunkeln ging die Aufwärtskrümmung langsamer vor sich, es dauerte meist zwei bis drei Tage, bevor die Sporogone die Vertikale erreichten. Mit der größten Geschwindigkeit geht die Aufwärtskrümmung etwa im ersten Viertel der definitiven Streckung des Kapselstieles vor sich. Im Vergleiche mit den Sporogonen von Pellia calycina erreichen jene von P. epiphylla meist sehr regelmäßig die Vertikale, und wenn sie früh horizontal gelegt wurden, so können sie in dieser Lage sogar mehrere Tage verbleiben. Sobald das schnelle Wachstum der Streckungsperiode eintritt, geht jedoch diese Stellung sowohl am Klinostaten (mit vertikaler Achse und einseitiger Beleuchtung) als auch im Dunkeln verloren; es tritt meist zunächst eine ganz unregelmäßige Krümmung auf, die sogar zur Abwärtskrümmung der Seta führen kann, schließlich jedoch in eine schraubige (rechts gewundene), mit einer starken Torsion verbundene Krümmung übergeht.

Die Sporogone sind also bloß in der ersten Hälfte ihrer Streckungsperiode geotropisch und heliotropisch. Als heliotropisch erweisen sie sich jedoch noch zu einer Zeit, wo sie nicht mehr geotropisch reagierten. Es wurden Sporogone, die 7 Tage im Dunkeln kultiviert wurden, an einseitiges Licht (ans Fenster) gebracht. Dieselben waren 10, 12, 14, 18, 20, 24 mm lang. Die zwei ersten Sporogone waren vertikal aufgerichtet, die übrigen waren unregelmäßig gekrümmt. Während der Zeit von 9 Uhr vormittags bis 4 $^1/_2$ Uhr nachmittags führten alle Sporogone deutliche heliotropische Krümmungen aus. Man kann also sicher daraus folgern, daß die heliotropische Reaktionsfähigkeit in den Sporogonen von Pellia epiphylla die geotropische überdauert.

Schließlich wird aber auch die heliotropische Krümmung durch unregelmäßige Nutationen ersetzt, doch bleibt die ursprüngliche Orientation nicht selten auch an ganz ausgewachsenen Sporogonen erhalten.

In den nachfolgenden Tabellen sind Resultate von Wachstumsmessungen an je zwei Sporogonen mit der Angabe ihrer Krümmungen (d. h. ihrer Ablenkungen von der Horizontalen) zusammengestellt.

A. Am Klinostaten mit vertikaler Achse, $^1/_2$ m vom Fenster entfernt. Die Sporogone wurden am 15. Februar 1906 horizontal gelegt. In der zweiten und vierten Kolonne ist ihre Länge im Millimetern, in der dritten ihre Ablenkung von der Horizontalen angegeben.

Datum	1. Sporogon		2. Sporogon	
	Länge	Krümmung	Länge	Krümmung
15. Febr. 11 Uhr vorm. . .	6	horizontal	4	horizontal gelegt
16. „ 10 „ „ . .	11,5	80°	6	15°
16. „ 4 „ nachm. . .	12,4	95°	6,5	45°
17. „ 9½ „ vorm. . .	22	95°	7	50°
17. „ 3¼ „ nachm. . .	23	unregelmäßig	7,5	65°
18. „ 9½ „ vorm. . .	29	„	8	72°
19. „ 9½ „ „ . . .	31	„	8,5	85°
20. „ 10½ „ „ . . .	31	„	13	95°
21. „ 9½ „ „ . . .	—	—	21	unregelmäßig
22. „ 9½ „ „ . . .	—	—	22	„
23. „ 9½ „ „ . . .	—	—	22	„

B. Im Dunkeln, sonst wie in A.

Datum	1. Sporogon		2. Sporogon	
	Länge	Krümmung	Länge	Krümmung
15. Febr. 11 Uhr vorm. . .	6	—	6	—
16. „ 10 „ „ . .	7	30°	6,5	15°
16. „ 4¼ „ nachm. . .	7,5	45°	7	20°
17. „ 9½ „ vorm. . .	8	50°	7	25°
17. „ 3¼ „ nachm. . .	8,5	50°	7	25°
18. „ 9½ „ vorm. . .	9	75°	7,5	30°
19. „ 9½ „ „ . .	10	100°	9	60°
20. „ 9½ „ „ . .	15	unregelmäßig	12	90°
21. „ 9½ „ „ . .	18	„	15	unregelmäßig
21. „ 5¼ „ nachm. . .	25	„	22	„
22. „ 9¼ „ vorm. . .	25	„	22	„

C. Am einseitigen Licht. Die Pflanzen befanden sich am Fenster in bedeckten Glasdosen. Die Sporogone wurden horizontal senkrecht zum Fenster, mit der Kapsel der Lichtquelle zugekehrt gelegt. Das stärkste diffuse Licht fiel auf dieselben etwa unter einem Winkel von 45°.

Datum	1. Sporogon		2. Sporogon	
	Länge	Krümmung	Länge	Krümmung
18. Febr. 9½ Uhr vorm. . .	8	—	7	—
19. „ 9½ „ „ . .	9	20°	8	25°
20. „ 10½ „ „ . .	10	45°	9,5	35°
21. „ 9½ „ „ . .	28	45°	27	45°
22. „ 9½ „ „ . .	32	unregelmäßig	30	unregelmäßig
24. „ 9½ „ „ . .	39	„	35	„
25. „ 10 „ „ . .	39	„	35	„

Auch junge Sporogone, denen die Kapsel abgeschnitten wurde, können nachher eine ganz bedeutende Streckung erfahren. In meinen Versuchen erreichten dieselben die definitive Länge von 23—27 mm.

Auch können Kapselstiele, denen die Kapseln abgeschnitten wurden, gut heliotropisch reagieren, obzwar bei ihnen häufiger als sonst starke unregelmäßige Nutationen auftreten.

Es schien mir weiter, daß die Sporogone am Licht eine größere definitive Länge erreichen als im Dunkeln. Am Licht beträgt dieselbe nämlich bei den meisten Sporogonen mehr als 30 mm (bis 49 mm); im Dunkeln beträgt die Länge der Sporogone meist weniger als 30 mm, ja bei zahlreichen Individuen sogar weniger als 20 mm. Ich habe einige Sporogone mit schon aufgesprungenen Kapseln beobachtet, deren Stiele nur 15—16 mm lang waren. Junge (bis etwa 7 mm lange) Kapselstiele besitzen reichliche Stärke in ihren Zellen, welche sich in der zweiten, dritten und vierten Zellschicht (von außen gezählt) als Statolithenstärke präsentiert, denn sie häuft sich zum größten Teile in den physikalisch unteren Partien der Zellen an. Doch sammeln sich in den meisten Zellen nicht alle Stärkekörner unter dem Einfluß der Schwerkraftwirkung zu einem Haufen an, die kleineren können diffus in der Zelle verteilt bleiben. Später nimmt die Stärkemenge in den unteren Teilen der Seta ab, in den oberen bleibt sie zunächst unverändert. 10—12 mm lange Stiele sind im unteren Drittel hohl; die zentralen Zellen werden nämlich desorganisiert, es entsteht eine von wässeriger Flüssigkeit und Gasblasen eingenommene zentrale Höhlung. Es bleiben nur die äußersten vier Zellschichten (sehr selten noch hie und da die fünfte) intakt. Die zweite und dritte Zellschicht enthält reichliche, sehr schön bewegliche Stärke, von diffusen Stärkekörnern ist sehr wenig vorhanden. Die oberen zwei Drittel der Seta sind noch solid, enthalten in ihrer zweiten, dritten und vierten Zellschicht bewegliche, aber auch diffus verteilte Stärkekörner. 15—18 mm lange Stiele sind etwa in den unteren zwei Dritteln hohl. Dieser Teil enthält auch fast keine Statolithenstärke mehr, im oberen Drittel ist die Stärke meist diffus verteilt. Die Stärkekörner sind meist kleiner als in jüngeren Sporogonen. Sie werden wohl während der Streckung der Seta aufgelöst, was jedoch recht unregelmäßig vor sich geht. Zwischen fast stärkefreien Zellen können stark mit Stärke beladene verteilt erscheinen. 20—25 mm lange Stiele waren schon ganz hohl, enthielten entweder keine oder nur kleinkörnige, diffus verteilte Stärke. Dennoch können auch da vereinzelte Zellen mit ziemlich reichlicher Stärke vorhanden sein, ihre Stärkekörner sind jedoch unregelmäßig im Zelllumen verteilt. Ausgewachsene Sporogone enthalten keine Stärke mehr. Die Auflösung der Stärkekörner geht während der Streckung vor sich, welcher Vorgang, wie wir gesehen haben, schnell verläuft.

Das Wachstum der Sporogone von Pellia epiphylla hat schon Askenasy (1874) untersucht. Leider ist das Resultat seiner Untersuchungen, soweit mir bekannt, nicht in extenso publiziert worden. Er hat richtig beobachtet, daß das Wachstum der Sporogone in zwei Perioden zerfällt; während der ersten finden die Zellteilungen sowie die inneren Differenzierungen (samt der Sporen- und Elaterenbildung) statt. Der Kapselstiel erreicht in dieser Zeit nur die Länge von 1—2 mm. Hierauf folgt die Streckungsperiode, innerhalb deren der Fruchtstiel binnen 3—4 Tagen eine Länge bis zu 80 mm erreicht. „Gleichzeitig folgt durch stärkeres tangentiales Wachstum der äußeren Zellen die Bildung einer zentralen Lücke, später eine (wie bei allen Jungermannien) konstant rechts gerichtete Torsion des Stiels.“

Askenasy hat auch die Auflösung und das Verschwinden der Stärke während der Streckung beobachtet. Auch wurde das Vorhandensein einer großen Wachstumsperiode festgestellt. „Lichtabwesenheit steigert die Länge der Fruchtstiele, welche für das Licht überaus empfindlich sind, so daß schon nach einer halben Stunde bei einseitiger Beleuchtung positive Krümmungen zu beobachten sind.“

In meinen Versuchen erreichten die Kapselstiele maximal die Länge von 49 mm. Ihre heliotropische Reaktionsfähigkeit war wahrscheinlich nicht so groß, wie bei jenen Pflanzen, mit welchen Askenasy gearbeitet hat. In speziellen Versuchen wurde bei 10—12 mm langen Sporogonen, die vertikal gestellt und einseitig beleuchtet wurden, nach einer halben Stunde erst der Anfang einer positiven Krümmung beobachtet. Diese Versuche wurden bei einer Temperatur von 12—15° C. angestellt. Es scheint, daß die relativ niedrige Temperatur an der schwächeren Reaktionsfähigkeit meiner Pflanzen schuld ist. Die Versuche wurden im Institut ausgeführt, wo jedenfalls die Luft verunreinigt war. Es wurden daher analoge Versuche wie im Institut auch im Gewächshause ausgeführt. Die Krümmungen gingen hier ungefähr in derselben Weise wie im Institute vor sich, doch waren sie schneller. Die Temperatur betrug bei diesen Versuchen 21—23° C. An den kürzeren, 8—13 mm langen Sporogonen, welche heliotropisch gekrümmt waren, beobachtete ich da häufig, daß der Endteil des Kapselstieles (in der Länge von 2—4 mm) geotropisch aufwärts gerichtet war. Es erweisen sich also die Sporogone als ziemlich stark geotropisch.

Askenasy führt die Entstehung der zentralen, in sich streckenden Stielen auftretenden Lücke auf ein stärkeres tangentiales Wachstum der äußeren Zellen zurück, so daß dieselbe schizogen entstanden wäre.

Ich habe jedoch ganz sicher eine Desorganisation der zentralen Zellen beobachtet, so daß die Lücke unzweifelhaft lysigen entsteht.

Wenn in meinen Versuchen die Sporogone im Dunkeln nicht länger wurden als am Licht, sondern im Gegenteil kürzer, so kann das auf einem Zufall beruhen. Doch ist es auch möglich, daß Askenasy mit einer anderen Rasse gearbeitet hat als ich. Mit diesem Umstande wird man heutzutage wohl zu rechnen haben.

Wie schon hervorgehoben wurde, wachsen die Thalli von Pellia epiphylla im Dunkeln nicht. Dies Resultat wurde schon im Jahre 1904 erhalten, wo aus dem Freien gebrachte Thalli Ende Juni ins Dunkel auf feuchten Sand in Glasdosen gelegt wurden, die mit 35 cm hoher Glasglocke bedeckt waren. Da dieselbe nicht hermetisch die innere Atmosphäre verschloß, so ist anzunehmen, daß sich die Pflanzen in einer nicht ganz mit Wasserdampf gesättigten Atmosphäre befanden. Die Pflanzen zeigten keine Zuwächse und auch keine geotropische Reaktion. Sie verblieben im Dunkeln bis Ende Oktober 1904, also im ganzen vier Monate. Sie erschienen da noch immer grün und turgeszent, nur ihr ältester Teil war bräunlich und abgestorben. Diese Pflanzen wurden nicht auf ihr weiteres Verhalten am Licht untersucht. Andere, bei Adler-Kosteletz in Böhmen Ende Juli 1905 gesammelte Pflanzen wurden am 16. Sept. 1905 auf feuchten Sand in bedeckte Glasschalen gelegt und ins Dunkel gestellt. Sie zeigten kein Wachstum und auch keine geotropische Reaktion. Am 2. Jan. 1906, also nach $3^1/_2$ Monaten, waren einige Pflanzen in ihrem größten Teile gebräunt und abgestorben, die meisten erschienen jedoch ganz gesund, grün und turgeszent. Diese wurden ans Licht gegeben. Sie begannen nach etwa 10 Tagen zu wachsen und heliotropisch zu reagieren. Es muß daher das Licht eine Zeitlang auf die Sprosse wirken, ehe das Wachstum wieder ausgelöst wird. Am 27. Febr. betrugen die Zuwächse 6—7 mm.

Die auffallende Erscheinung, daß der vegetative Thallus von Pellia epiphylla im Dunkeln nicht wächst, steht nicht vereinzelt da. Denn es wirkt keineswegs die Abwesenheit des Lichtes allgemein als wachstumsfördernder Faktor. Und in dem von Wiesner (1897) entdeckten Fall der assimilierenden dorsiventralen Wurzeln von Taeniophyllum Zollingeri haben wir ein Analogon mit dem Thallus von Pellia epiphylla. Denn die erwähnten Wurzeln wachsen im Dunkeln überhaupt nicht. Wenn die Sporogone von P. epiphylla im Dunkeln wachsen, so ist das ein Beweis, daß derselbe Faktor in verschiedenen Organen einer Pflanze einen ganz verschiedenen Erfolg haben kann. Wo das Licht in den Lebensvorgängen der vegetativen Sprosse von P. epiphylla eingreift, wenn

es das Wachstum auslöst, wissen wir nicht. Die Untersuchung dieser Frage wird ein dankbares Objekt für weitere Forschungen sein. Ebenso die Frage, ob sich das Licht durch andere Faktoren ersetzen ließe.

Weder in der Natur noch in meinen Versuchen wirkte das Licht auf die Pflanzen kontinuierlich, vielmehr wurde die Beleuchtung durch die Nacht (wenn auch nicht gänzlich) unterbrochen. Es ist daraus zu ersehen, daß auch eine intermittierende Lichtwirkung das Wachstum der Sprosse von P. epiphylla im Gang erhalten kann. Es wäre sehr wichtig, festzustellen, welche minimale Länge die Beleuchtungsintervalle haben können, wenn noch das Wachtum vor sich gehen soll. Auch der Einfluß der Lichtstrahlen von verschiedener Brechbarkeit wäre zu untersuchen.

II.

Wir haben im vorstehenden Lebermoose kennen gelernt, welche sich im Dunkeln als absolut ageotropisch erwiesen haben. Ebenso verhält sich auch das Sporogon von Aneura pinguis. Es fragt sich, ob sich diese Pflanzen resp. Pflanzenteile wirklich immer, also auch am Licht, oder wenn sie der Einwirkung einer stärkeren Beschleunigungskraft ausgesetzt wären, als absolut ageotropisch zeigen würden.

Ich habe eingehender das Verhalten von Lophocolea bidentata am Licht untersucht. Soweit die Pflanzen einem genügend starken einseitigen Licht ausgesetzt sind, erscheinen die Stämmchen transversal heliotropisch. Sie verhalten sich so, wie wenn sie gar nicht geotropisch wären. Das darf uns aber nicht bestechen. Auch Fegatella conica reagiert bei genügend starker einseitiger Beleuchtung sehr prompt transversal heliotropisch, und doch zeigt ein einfacher Versuch, daß sie im Dunkeln ausgezeichnet geotropisch zu reagieren vermag. Ebenso wie bei Fegatella am Licht der Geotropismus scheinbar in Hintergrund tritt, könnte es auch umgekehrt sein und bei gewissen Pflanzen der Geotropismus sich nur am Licht zeigen, im Finstern könnte er unterdrückt sein. Wir haben jedoch für Lophocolea bidentata und Lejeunia serpyllifolia alsolut keinen Grund zu einer solchen Annahme. Wenn die Pflanzen weder am Licht noch im Dunkeln irgend eine geotropische Reaktion auszuführen imstande sind, so kann man dieselben getrost als ageotropisch bezeichnen. Den Einfluß von größeren Beschleunigungskräften habe ich nicht untersucht. Dagegen habe ich es versucht, indirekt durch Versuche am Licht zu erfahren, ob die Pflauzen geotropisch sind oder nicht.

Dies scheint mir so möglich zu sein, daß man einige Pflanzen schräg von oben, andere ungefähr gleich gestaltete von unten be-

leuchtet. Man vergleicht dann die Geschwindigkeit der Reaktion bei beiderlei Pflanzen und untersucht, ob sie nicht schneller vor sich geht, wenn sich die Pflanze aufwärts krümmen muß, als wenn dies abwärts geschehen soll. Ähnliche Versuche hat mit Marchantia schon Sachs (1882) ausgeführt.

Die Versuchsanstellung erhellt aus den Figuren 9 *a* und 9 *b*. Die von oben beleuchteten Pflanzen (Fig. 9 *a*) müssen sich, um die diaheliotropische Gleichgewichtslage zu erreichen, nach oben krümmen. Die von unten beleuchteten (Fig. 9 *b*) müssen sich abwärts krümmen. Von Pflanzen, welche in Glasdosen seit September 1905 in einem ungeheizten Zimmer am Fenster kultiviert wurden und üppig wuchsen, wobei sie sich transversal heliotropisch verhielten, wurden etwa 1 cm lange Stücke abgeschnitten und an Torfplatten, mit der Dorsalseite zum Substrat

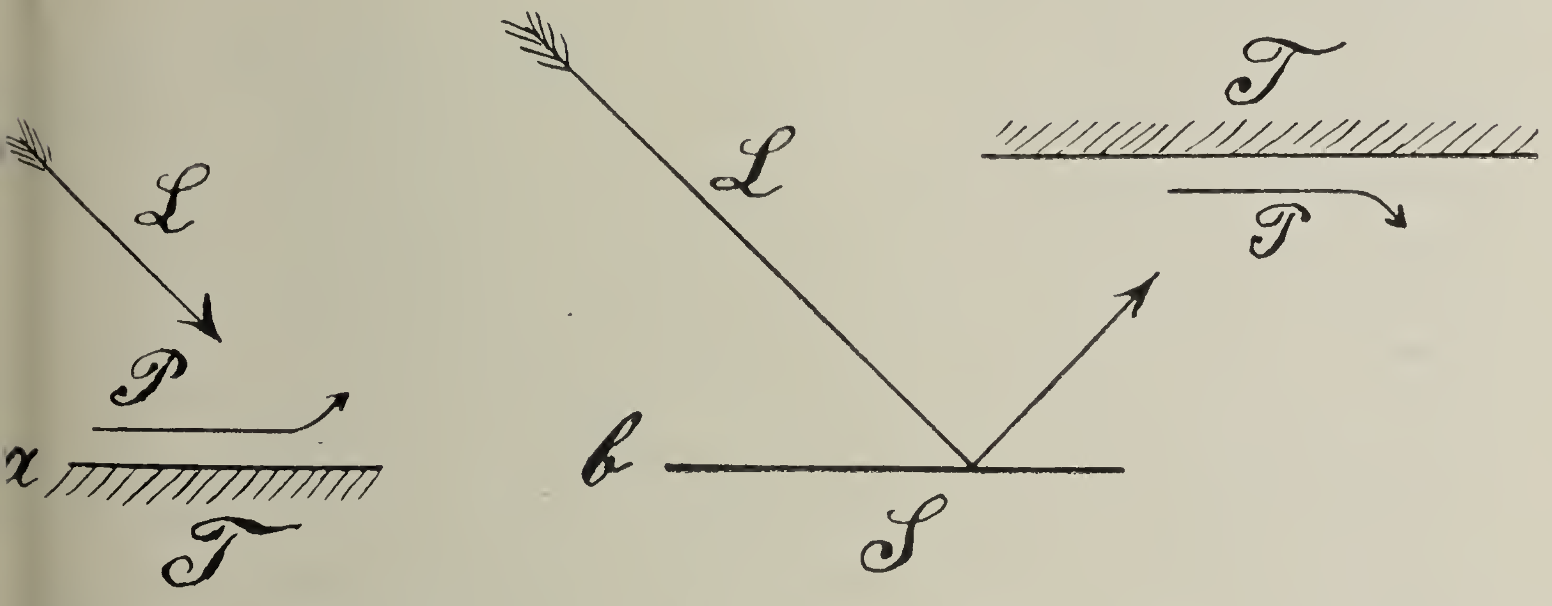


Fig. 9 a u. b. Schema der Versuchsanwendung um die Reaktionen bei der Beleuchtung von oben (a) und unten (b) vergleichen zu können. T = Torfplatten, S = Spiegel, L = Richtung der stärksten Lichtstrahlen, P = Versuchspflanzen.

gekehrt, gelegt. Sie wurde einerseits normal von oben beleuchtet, andererseits wurde die Torfplatte umgekehrt und von unten beleuchtet. Beiderlei Sprosse waren mit der Spitze vom Licht abgekehrt. Die Reaktion verlief in beiden Fällen mit gleich großer Geschwindigkeit. Die von unten beleuchteten Pflanzen mußten sich abwärts krümmen (Fig. 9 *b*), um in die diaheliotropische Ruhelage zu gelangen, die von oben beleuchteten dagegen nach oben. Es könnte nun sein, daß die von unten beleuchteten Pflanzen, wenn Lophocolea plagiogeotropisch wäre, die Abwärtskrümmung langsamer ausführen würden als die von oben beleuchteten. Das habe ich nicht beobachtet. Allerdings ist ein negatives Resultat nicht entscheidend, viel wichtiger wäre ein positives. Das negative Resultat könnte nur besagen, daß am Licht die geotropische Reaktionsfähigkeit tatsächlich vollständig in Hintergrund tritt,

obzwar die Perzeptionsfähigkeit vorhanden ist. Wenn dem so wäre, so wäre zu erwarten, daß sie sich wenigstens im Dunkeln, wo doch die Pflanzen wachsen, äußern wird, was ebenfalls nicht der Fall ist. Man kann einfach sagen: unter keinen Umständen (auch im schwachen Licht nicht) erweisen sich die Pflanzen als geotropisch reaktionsfähig, wobei wir natürlich nur die Krümmungsreaktion im Auge haben; daß sie perzeptionsfähig sind, haben wir keinen konkreten Grund anzunehmen, und es ist dies auch höchst unwahrscheinlich.

Wir haben hier eine Pflanze, deren Stämmchen im Finstern völlig desorientiert ist. Sie wächst nicht ganz gerade, sondern verschiedenartig und unregelmäßig gekrümmt. Ein Autotropismus äußert sich nur anfangs in der für manche Fälle festgestellten Hyponastie, später verschwindet er wohl in der Streckungszone vollständig, da die etiolierten Pflanzen unregelmäßig gekrümmt erscheinen.

Anders verhält es sich mit Aneura pinguis. Der Thallus dieser Jungermanniazee erscheint im Dunkeln stark geotropisch, er verhält sich jedoch in genügend starkem Licht transversal heliotropisch. Daß er auch am Licht geotropisch ist, d. h. den Schwerkraftreiz perzipiert, erhellt daraus, daß er mit bedeutend veränderter Geschwindigkeit reagiert, wenn er von unten oder von oben beleuchtet wird, wo dieselbe Reaktion einmal im Sinne des positiven Geotropismus, das andere Mal im entgegengesetzten Sinne ausgeführt werden soll.

Das Sporogon reagiert im Dunkeln gar nicht geotropisch, nicht einmal so schwach, wie das für Pellia calycina bewiesen wurde. Wurden jedoch Sporogone am Klinostaten mit vertikaler Drehungsachse horizontal gelegt, so richteten sich dieselben auf. Da die Sporogone einer Beleuchtung von fortwährend sich verändernder Richtung ausgesetzt wurden, so scheint es, daß es sich bei der Aufrichtung der Sporogone von Aneura am Klinostaten um eine heliotropische Reaktion nicht handeln kann. Aber man muß in Erwägung ziehen, daß bei der gewöhnlichen Versuchsanstellung mit einem Klinostaten mit vertikaler Drehungsachse, wo der Apparat in der Nähe eines Fensters aufgestellt ist, die Richtung des stärksten diffusen Lichtes schräg zur vertikalen Achse des Klinostaten orientiert ist. Und wenn dann ein orthotropes Organ mit der Drehungsachse nicht parallel ist, so kann sehr gut eine heliotropische Orientierungskrümmung ausgelöst werden. Ich habe mich mit dieser Frage im Jahre 1903 und 1904 eingehend beschäftigt und habe unter Heranziehung von analogen geotropischen Versuchen in meiner vorläufigen Mitteilung über die Induktion der Dorsiventralität

bei den Moosen die Resultate meiner Untersuchungen in nachfolgenden Worten[1]) zusammengefaßt:

„Die Versuche, welche ich mit Moosen am Klinostaten ausgeführt habe, sind auch in mancher Hinsicht für die Frage nach der Bedeutung des Klinostaten interessant, sowie nach der intermittierenden Reizung. Es handelt sich zunächst darum, unter welchen Bedingungen am Klinostaten die Möglichkeit einer Orientierungsreaktion ausgeschlossen ist und ob auf demselben eine intermittierende Reizung möglich ist.

Es möge zunächst die Klinostatenachse vertikal sein, und es falle auf dieselbe ein einseitiges Licht unter dem Winkel von 45°. Die orthotropen, auf den Klinostaten horizontal gelegten Organe werden sich aufrichten und erreichen die Ruhelage erst, wenn sie vertikal aufwärts wachsen werden. Ist diese Reaktion bloß heliotropisch, oder bloß geotropisch, oder beides zusammen? Ein negativ geotropisches Organ könnte sich unter diesen Bedingungen aufrichten, auch wenn das Licht überhaupt nicht wirken würde; ein positiv heliotropisches Organ wird zu einer Aufwärtskrümmung um 45° gereizt, wenn sein Gipfel zur Lichtquelle gerichtet ist, zu einer Krümmung um 135°, wenn dieser von der Lichtquelle abgewendet ist. In den mittleren Lagen wird er ebenfalls zu einer schrägen Aufwärtskrümmung gereizt, und zwar einmal um 45° nach rechts, das andere Mal um 45° nach links. Die Resultante aller dieser Krümmungen kann bloß eine vertikale Aufwärtskrümmung sein. Tatsächlich krümmen sich in dieser Weise auch Organe, die geotropisch überhaupt nicht reagieren, so z. B. die Kapselstiele von Aneura pinguis, soweit sie im Kelch verborgen sind. Diese Organe sind stark positiv heliotropisch. Im Dunkeln wachsen sie in allen Richtungen, die wir ihnen geben, ohne geotropische Reaktion. Am Klinostaten mit vertikaler Achse (und natürlich bei einseitiger Beleuchtung) erreichen sie aus allen Lagen jene, wo sie dann vertikal aufwärts wachsen. Ähnlich verhalten sich am Klinostaten Pflanzen, welche aus den ungeschlechtlichen Brutkörperchen von Bryum argenteum erwachsen sind. Die Reaktion erscheint hier als Resultante aus in verschiedenen Richtungen wirkenden Reizen, analog einer Kräfteresultante. Daß eine solche resultierende Reaktion am Klinostaten möglich ist, beweisen Versuche mit positivgeotropischen Wurzeln. Die erwähnten jungen Sporogone von Aneura, bei denen es keine geotropische Reizbarkeit gibt, rotierten an einem Klinostaten, dessen Achse mit der Richtung

1) Ich habe diese Arbeit leider nur in einem kurzen deutschen Auszug veröffentlicht (Němec, 1904) und gebe hier daher eine wörtliche Übersetzung des betreffenden Absatzes aus meiner diesbezüglichen böhmisch verfaßten Abhandlung.

des Lichtes einen Winkel von 45° schloß. Analog ist der geotropische Versuch mit Wurzeln, welche wir im Dunkeln an einem Klinostaten kultivieren, dessen Achse mit der Lotrichtung einen Winkel von 45° schließt. Wurzeln, welche am Klinostaten senkrecht zu seiner Achse befestigt werden, zeigen unter diesen Bedingungen eine deutliche geotropische Reaktion; sie erreichen die Ruhelage erst dann, wenn ihre Spitzen parallel mit der Klinostatenachse wachsen. Bei diesen Reaktionen zeigen die Wurzeln, nachdem sie mit der Klinostatenachse ursprünglich beliebige Winkel geschlossen haben, keine Seitenschwankungen, sie werden zu keiner rhythmischen Reaktion gereizt, sondern reagieren genau nach der Resultante der Reizung.

Orthotrope Organe werden am Klinostaten nur dann zu keiner Orientierungsreaktion gereizt, wenn die Klinostatenachse mit der orientierenden Kraft einen rechten Winkel (90°) schließt. Wenn das Organ am Klinostaten parallel zu seiner Achse angebracht ist oder senkrecht zu derselben, so wird kein Anlaß zu irgend einer Reaktion gegeben; anders nur dann, wenn kein Unterschied zwischen der Reizung besteht, wo einerseits das Organ mit der Orientierungskraft den Winkel x und jener, wo dieser Winkel 180°—x beträgt; besteht ein solcher Unterschied, und Czapek, Fr. Darwin und Pertz[1]) nehmen einen solchen an und beweisen sein Vorhandensein für den Geotropismus der Wurzeln sowie für den Heliotropismus der Graskeimlinge, so kann auch eine Orientierungsreaktion am Klinostaten veranlaßt werden, wenn seine Achse mit der Orientierungskraft einen rechten Winkel schließt, wo jedoch das Organ schräg zu dieser Achse orientiert ist. Meine Versuche mit den Wurzeln der Erbse (Pisum sativum) und Bohne (Vicia faba) haben in dieser Beziehung zu einem negativen Resultat geführt. Vielleicht ist der Unterschied zwischen der Reizung in der Lage x und 180°—x zu klein, um am Klinostaten mit horizontaler Achse eine resultierende Krümmung der Wurzeln auslösen zu können.

Ganz anders liegen die Verhältnisse bei dorsiventralen Organen. Es ist klar, daß solche Organe bei diffuser Reizung reagieren können, ja zuweilen müssen, denn die Rückenseite wird anders gereizt als die Bauchseite[2]). Und am Klinostaten stehen die Bedingungen einer diffusen Reizung sehr nahe. Die Bauch- und Rückenseite wird zwar nicht gleichzeitig durch denselben Faktor gereizt, aber sie können da in regelmäßig aufeinander folgenden Intervallen gereizt werden. Dadurch ist

1) Vergl. Brzobohatý, K., in den Abhandlungen der böhm. Akademie, 1902.
2) Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., Bd. II, pag. 356.

eine intermittierende Reizung herbeigeführt, und wenn der Unterschied zwischen der Reizung einerseits der Rückenseite, andererseits der Bauchseite gross genug ist, so kann eine Orientierungsreaktion erscheinen (Němec, 1904, pag. 21, 22).“ Im weiteren habe ich meine Versuche mit dorsiventralen Laub- und Lebermoosen am Klinostaten summarisch angeführt, was uns hier nicht direkt interessiert.

Am wichtigsten ist für unsere Betrachtungen das Ergebnis (welches ich später auch für nichtgeotropische, jedoch heliotropische Pilze feststellen konnte), daß heliotropische Organe am Klinostaten mit vertikaler Achse und bei einseitiger schräger Beleuchtung [1]) sehr gut reagieren können, die zu einer Aufrichtung eines orthotropen heliotropischen, nicht geotropischen Organes führt. Denn erst in dieser Lage wird bei der Rotation das betreffende Organ allseitig gleichmäßig gereizt. Daher es keineswegs nötig ist, die Aufrichtung eines radiären Organes am Klinostaten unter den oben präzisierten Bedingungen für eine geotropische Reaktion zu erklären. Ein positiv heliotropisches und ageotropisches Organ wird eine solche Reaktion ebensogut ausführen können wie ein negativ geotropischer und nicht heliotropischer Pflanzenteil [2]).

Wenn wir diese Resultate auf das Verhalten der Sporogone von Aneura pinguis am Klinostaten applizieren, so müssen wir sagen, daß wir gar keinen Grund zur Annahme einer geotropischen Reaktionsfähigkeit bei diesen Organen haben. Die Sporogone wachsen im Dunkeln, ohne geotropisch zu reagieren, und am Klinostaten mit vertikaler Achse führen sie eine Reaktion aus, welche man mit guten Gründen als eine heliotropische auffassen kann, da sie sich bei dauernd einseitiger Beleuchtung als sehr stark heliotropisch erwiesen haben. Stellt man die Achse des Klinostaten schräg aufwärts parallel zu der Richtung des

---

1) Die Klinostaten werden meist an ein Fenster gestellt. Wenn man an den nicht beleuchteten Seiten den Klinostaten mit vertikal aufgestellten Spiegeln umgibt, so kann man sich einer diffusen Beleuchtung ein wenig nähern. Man wird wohl in der Zukunft auf Grund der Erkenntnis, daß am Klinostaten schon für orthotrope Organe eine Reizung, die zu orientierenden heliotropischen Reaktionen führen könnte, schwer zu eliminieren ist, nicht so häufig bestimmte Krümmungen als autonome Krümmungen oder als Nastien auffassen. In einem noch höheren Grad gilt dies für dorsiventrale Organe, für welche schon Noll, wie mir scheint sehr sachgemäß, die Möglichkeit einer Orientierungsreaktion am Klinostaten diskutiert hat.

2) In zahlreichen Versuchen wurde bisher auf diesen Punkt keine Rücksicht genommen. Man wird auch begreifen, daß auch plagioheliotrope und ageotropische Organe am Klinostaten sehr gut heliotropische Reaktionen ausführen können. Über die Reaktionen der dorsiventralen Laub- und Lebermoose am Klinostaten und am Zentrifugalapparat werde ich bald ausführlich referieren.

stärksten diffusen Lichtes und orientiert die Sporogone senkrecht zu dieser Achse, so krümmen sie sich so lange, bis sie gegen das Licht parallel mit der Klinostatenachse orientiert sind. Auch bei dieser Krümmung wird es sich lediglich um eine heliotropische Reaktion handeln.

Wir kommen schließlich zu den Sporogonen von Pellia. Es wurde durch unsere Versuche bewiesen, daß dieselben stark positiv heliotropisch sind, daß sie auch schwach geotropisch sind, außerdem jedoch sowohl im Dunkeln als auch im Licht autonome Krümmungen (welche schließlich zu einer schraubigen Windung, Torsion, führen) ausführen, durch welche besonders während der schnell erfolgenden Streckung die vorher erreichte Ruhelage wieder verlassen werden kann. In speziell mit Pellia calycina angestellten Versuchen konnte ein Hydrotropismus bei den Sporogonen nicht nachgewiesen werden. Die geotropische Reaktionsfähigkeit ist bei den Sporogonen von Pellia calycina geringer ausgebildet als bei P. epiphylla, obzwar sie auch bei dieser Art unvollkommen ist. Dagegen ist bei der ersteren Art der Heliotropismus stärker als bei der zweiten.

Im Dunkeln erreichen horizontal gelegte Sporogone von Pellia calycina fast niemals die Vertikale. Wenn sie dies am Klinostaten mit vertikaler Achse bei schräg einseitig auffallendem Lichte tun, so ist es höchst wahrscheinlich, daß dabei der Heliotropismus mitwirkt. Denn ein Fall, wo das Licht den Geotropismus eines heliotropischen Pflanzenteiles verstärken würde, ist nicht sicher bekannt; wir haben auch keinen Grund, dies für Pellia calycina anzunehmen. Horizontal gelegte Sporogone von Pellia epiphylla erreichen auch im Dunkeln die Vertikale, aber sie verlassen dieselbe später leicht infolge autonomer Nutation. Jedenfalls ist ihre geotropische Reaktionsfähigkeit vollkommener als jene von Pellia calycina.

Bei dauernd einseitiger Beleuchtung erreichen die Sporogone von Pellia epiphylla später und auch nicht so vollkommen die heliotropische Ruhelage wie P. calycina. Auch wird dieselbe von ihnen viel leichter wieder verlassen, und zwar schon zu Ende der ersten Hälfte der definitiven Streckung der Seta.

Die vegetativen Sprosse von Aneura pinguis und Pellia calycina reagieren ausgezeichnet heliotropisch, und zwar erweisen sie sich bei genügend starker Beleuchtung, bei genügend trockener Luft und bei genügend niedriger Temperatur als transversal (dia-)heliotropisch. Daneben sind sie auch stark geotropisch, was sich besonders an im Dunkeln kultivierten Pflanzen erweist, aber auch am Licht beweisen läßt. Beleuchtet man die Sprosse von unten, so führen sie bedeutend langsamer

alle Reaktionen aus, wo sie sich in geozentrischer Richtung bewegen müssen, als wo sie sich aufwärts krümmen können. Die etiolierten Sprosse wachsen auch im Dunkeln nicht völlig orthothrop aufwärts, man wird daher auch für die am Licht wachsenden Thalli kaum annehmen können, daß sie orthotrop negativ geotropisch sind. Ihre geotropische Ruhelage würde wohl auch da plagiotrop sein, und zwar wäre es wahrscheinlich eine schräg aufwärts gerichtete Richtung. Tatsächlich wachsen die Sprosse von Pellia calycina und Aneura pinguis am Klinostaten mit vertikaler Achse schräg aufwärts. Ob in dieser Richtung eine rein geotropische Ruhelage zu erblicken ist, erscheint nach dem oben über die Reaktionen am Klinostaten Gesagten recht fraglich.

Der Thallus von Pellia epiphylla verhält sich am Licht im ganzen ähnlich, wie für P. calycina und Aneura eben gesagt wurde. Er erscheint bei genügend starker Beleuchtung diaheliothropisch. Aus allen Richtungen kehrt er in die auf die Richtung der stärksten diffusen Beleuchtung senkrechte zurück, wobei auch die Torsion mithelfen kann. Ob er im Dunkeln geotropisch ist, läßt sich nicht entscheiden, weil er da nicht wächst und daher auch nicht reagieren kann. Es bleibt nichts anderes übrig, als auch hier aus seinem Verhalten am Licht indirekt auf seine geotropische Reaktionsfähigkeit zu schließen.

Es wurden am 22. Februar 1906 Pflanzen, welche in einem ungeheizten Zimmer in Glasdosen am Sand seit dem Herbst (16. Sept.) 1905 kultiviert wurden, horizontal einerseits an Torfplatten befestigt und nun *a* in normaler Lage (mit der Dorsalseite nach oben), *b* von unten (mit der Dorsalseite nach unten) beleuchtet. Der Versuch begann um 11 Uhr vormittags. Am 23. Februar, 10 Uhr vorm. sind in *a* die Pflanzen schwach aufwärts, in *b* ebenso schwach abwärts gekrümmt. Am 24. Februar, $9\frac{1}{2}$ vorm. sind in *a* die Pflanzen in ihren jüngsten Teilen schräg aufwärts gekrümmt, so daß dieselben nun senkrecht zum stärksten diffusen Licht orientiert waren. Gleich stark waren in *b* die Pflanzen abwärts gekrümmt. Am 29. Februar, $9\frac{1}{2}$ vorm. waren in *a* die jüngsten Pflanzenteile ebenso wie vor 24 Stunden gekrümmt, in *b* hat die Abwärtskrümmung ein wenig zugenommen, einige Pflanzen sind da sogar vertikal abwärts gekrümmt. Das ist leicht erklärlich. Sie werden nämlich schwächer beleuchtet als die Pflanzen in *a*, denn nur ein Teil des auf den Spiegel (s. Fig. 9*b*) auffallenden Lichtes trifft sie. Der Winkel, den schwach beleuchtete Pflanzen mit der Richtung des Lichtes schließen, ist kleiner als 90°, daher sich auch in unserem Versuche die Pflanzen in *b* mehr heliotropisch krümmen als diejenigen in *a*.

Aus dem Versuche ist zu ersehen, daß die Sprosse von Pellia epiphylla sich ebenso leicht heliotropisch aufwärts wie abwärts krümmen können. Es ist keine Erscheinung zu beobachten, welche vielleicht darauf schließen ließe, daß der Geotropismus die heliotropische Reaktion der Sprosse, wenn sie in einer bestimmten Richtung vor sich gehen soll, beschleunigen oder hemmen würde.

Ich habe noch einen Versuch angestellt, welcher die Frage beantworten sollte, ob sich vielleicht die heliotropische Reaktion schneller bei schwächer beleuchteten Pflanzen abspielen würde als bei stärker beleuchteten, wobei allerdings dieselbe in gleichem Sinne in bezug auf die Schwerkraftrichtung vor sich gehen würde. Es wurden a) Pflanzen 0,5 m vom Fenster entfernt in Glasdosen auf feuchten Sand horizontal mit der Dorsalseite nach oben, mit dem Scheitel vom Fenster abgekehrt, gelegt, b) andere in dieselbe Lage, jedoch 3,5 m vom Fenster entfernt. Die heliotropische Reaktion erfolgt im schwachen Licht eher später als bei stärkerer Beleuchtung. Man kann daher keineswegs die gleich schnell erfolgende Reaktion bei Pflanzen, die von unten, andererseits bei solchen, die von oben beleuchtet sind, so erklären, daß vielleicht die schwächere Beleuchtung der ersteren Pflanzen eine schnellere Reaktion hervorruft, welche jedoch durch den Geotropismus so gehemmt wird, daß sie etwa gleich schnell erfolgt wie bei den Pflanzen, welche von oben beleuchtet werden. Außerdem ist zu betonen, daß in analogen Versuchen mit Sprossen von Aneura pinguis, Pellia calycina, Fegatella conica, Marchantia polymorpha usw., welche sich bei ihrem Wachsen im Dunkeln als stark geotropisch erweisen, bei einer Beleuchtung von unten eine merkliche Hemmung der heliotropischen Reaktionen erscheint, bei welchen sich die Sprosse nach unten krümmen müssen. Aus diesen Beobachtungen folgt, daß sich an vegetativen Sprossen von Pellia epiphylla unter keinen Umständen eine geotropische Reaktionsfähigkeit äußert.

Zu bemerken ist, daß der Thallus von Pellia epiphylla reichliche Stärke schon in ganz jungen Teilen enthält, dieselbe ist jedoch diffus in den Zellen verteilt; ich konnte keine Ansammlung der Stärkekörner in der Schwerkraftrichtung bemerken. Hingegen besitzt, wie wir gesehen haben, das junge Sporogon dieser Pflanze reichliche Stärke, welche auch in zahlreichen Zellen unter dem Einfluß der Schwerkraft leicht beweglich ist.

Dies kann uns zum Ausgangspunkt dienen, wenn wir die Resultate unserer Versuche vom Standpunkt der Statolithentheorie besprechen wollen. Es wäre wohl überflüssig, wenn ich hier das Wesen dieser Theorie klar legen wollte. Das habe ich schon mehrmals an anderen

Orten getan. Nur eines will ich hervorheben. Es wurde mehrmals (Jost, Fitting) hervorgehoben, daß die Statolithentheorie ihren ursprünglichen Standpunkt verlassen hat, wenn sie zugestanden hat, daß auch im Zelllumen nicht gänzlich überfallende, ja in verschiedenen Lagen fast an derselben Stelle verbleibende Stärkekörner den geotropischen Reiz durch ihren Druck auslösen können. Wenn neuerdings Fitting (1905, pag. 728) von „Wandlungen" spricht, „welche die Statolithenhypothese schon in kurzer Zeit erfahren hat", so hat er wohl diesen Umstand im Sinne gehabt. Dagegen muß ich hervorheben, daß die Statolithentheorie in dieser Beziehung überhaupt keine Änderung erfahren hat. Überhaupt konnten manche Kontroversen vermieden werden, wenn man die Äußerungen der Begründer der Theorie aufmerksam beachtet hätte.

Ich habe nämlich in meiner, die Grundlagen meiner Auffassung der Statolithentheorie darbietenden Arbeit (1901, Sep., p. 98) nachfolgendes gesagt: „Was die Entdeckung und Untersuchung der perzeptorischen Organe (d. h. der Statocyten) bei den höheren Pflanzen erleichtert, ist die große Beweglichkeit der spezifisch schwereren und leichteren Körperchen in den Zellen je nach der Richtung der Schwerkraftwirkung zur Organachse. Doch ist eine solche Beweglichkeit nicht absolut für diese Vorrichtungen nötig, und es läßt sich eine Vorrichtung für die Perzeption des Schwerkraftreizes denken, bei welcher die spezifisch schwereren Körperchen gar nicht beweglich sind, sondern in einer festen Substanz eingebettet sind. Auch so können Druckunterschiede unter bestimmten Umständen in der Substanz entstehen" usw. Ich habe im weiteren auf die apoplasmatischen Körperchen im Endteile der geotropischen einzelligen Organe hingewiesen, welche vielleicht Statolithen vorstellen könnten, sowie hervorgehoben, daß intermittierender Druck, z. B. bei mechanischen Erschütterungen (l. c. Sep., pag. 100), perzipiert werden könnte.

Die Stärke der Statolithentheorie liegt darin, daß alle bis dahin eingehender untersuchten geotropischen Organe Körperchen enthielten, welche man als Statolithen deuten kann. Der überaus größte Teil dieser Organe enthält zudem leicht bewegliche Statolithen. Relativ unbewegliche Stärkekörner habe ich in den negativ, resp. positiv geotropischen Hauptrhizoiden (Němec, 1904, 17, pag. 59) einiger Moose festgestellt. Nach den vorläufigen Mitteilungen von Haberlandt weist Caulerpa prolifera ähnliche Verhältnisse auf. Jedenfalls stellt eine solche Vorrichtung eine niedere Differenzierungsstufe der perzeptorischen Struktur auf. Die Vorteile der leicht beweglichen Statolithen habe ich an anderer Stelle (Němec, 1904, 16, pag. 10, 11) hervorgehoben, neuestens wurden sie von

Haberlandt (1905) präzisiert. Da diese leichte Beweglichkeit sowohl für die Größe des Druckes der spezifisch schwereren Körperchen resp. für die Größe der Deformation des perzeptorischen Protoplasmas eine nicht unwesentliche Bedeutung hat, da sie weiter sicher auf eine spezifische Differenzierung hinweist, so ist es nicht ganz zwecklos. wenn man in Hand- und Lehrbüchern eben dieser Beweglichkeit Ausdruck gibt. Ob zur Ausführung des Druckes an das sensible Plasma die Statolithenkörperchen eine längere oder eine minimale Bahn durchlaufen müssen, ist doch ganz gleichgültig, denn in der Statolithentheorie handelt es sich um den Druck auf das sensible Plasma und nicht um die Bewegung der Statolithen an sich, die sie eventuell vorher ausführen müssen.

Lophocolea bidentata weist keine geotropische Reaktionsfähigkeit auf, was besonders deutlich bei ihrem Wachstum im Dunkeln zum Vorschein kommt. Sie enthält auch keine Statolithenvorrichtung. Weder der Kern noch die Plastiden oder die Eläoplasten erweisen sich unter dem Einfluß der Schwerkraft als leicht beweglich, noch sind sie so gelagert, daß sie direkt ohne Umlagerung auf die äußere Plasmahaut „dieses lebendigen und reizbaren Organes des Protoplasten“ (Pfeffer, 1901, pag. 221) einen Druck ausüben könnten. Dasselbe gilt von den Sporogonen von Aneura pinguis.

Dagegen besitzt der Thallus von Aneura pinguis ebenso wie jener von Pellia calycina reichliche, leicht bewegliche Stärke; diese Pflanzen reagieren tatsächlich sehr gut im Dunkeln geotropisch, und es läßt sich nachweisen, daß dieselben auch am Licht den Schwerkraftreiz zu perzipieren vermögen.

Wir haben jedoch gesehen, daß der Thallus von Pellia epiphylla weder am Licht noch im Dunkeln Reaktionen ausführt, welche auf eine Perzeption des geotropischen Reizes bei ihm schließen ließen. Die von mir untersuchten Pflanzen enthielten auch nur diffus verteilte Stärke. welche absolut keine Ansammlung im Sinne der Schwerkraftrichtung aufwies.

Die Sporogone von Pellia epiphylla enthalten etwa bis zur Hälfte der definitiven Streckungsperiode reichliche Statolithenstärke, sie reagieren auch bis zu dieser Zeit ziemlich gut geotropisch. Nachdem die Statolithenstärke verschwunden ist, sind sie trotz ihres weiteren Wachstums keiner geotropischen Orientation mehr fähig. Ihre heliotropische Reaktionsfähigkeit dauert länger als ihr Geotropismus.

Die Sporogone von Pellia calycina unterscheiden sich von jenen der Pellia epiphylla dadurch, daß sie in ihrem Stiel bloß diffus verteilte

Stärke enthalten. Sie erweist sich, soweit man nach ihren Anhäufungen schließen kann, als ziemlich wenig beweglich. Ein gewisser Grad von Beweglichkeit kann den Stärkekörnern dennoch nicht abgesprochen werden, denn in den subepidermalen Zellen sind in den meisten Zellen an den physikalisch unteren Wänden mehr Körner vorhanden, als in den übrigen Zellteilen. Doch muß hervorgehoben werden, daß dies nicht in allen Zellen geschieht. Nachdem die Stärke aus den Kapselstielen verschwunden ist, verliert dieselbe die geotropische, aber auch die heliotropische Reaktionsfähigkeit.

Die Sporogone von Pellia calycina sind stark heliotropisch, dagegen ist ihr Geotropismus recht unvollkommen. Das stimmt wohl mit dem Umstande zusammen, daß ihre Statolithenvorrichtung nicht vollkommen ist, denn wir haben gesehen, daß die Stärkekörner eine geringe Beweglichkeit zeigen. Jedenfalls ist der Geotropismus der Kapselstiele so schwach, daß er durch spontane Nutationen leicht überwunden werden kann.

Es muß noch etwas über die geringe Beweglichkeit der Stärkekörner in gewissen Zellen bemerkt werden, welche dennoch als Statocyten fungieren können. Die Zellen, welche in den Kapselstielen von Pellia calycina Stärke enthalten, besitzen eine große Zentralvakuole, der periphere plasmatische Wandbelag ist sehr dünn. Es ist nun leicht einzusehen, daß eben der enge Raum zwischen der Zellwand und der Vakuolenhaut die Beweglichkeit der Stärkekörner sehr beeinträchtigen kann, trotzdem das Plasma selbst dünnflüssig ist. Je mehr Stärkekörner die Zelle enthält, desto schwieriger und langsamer wäre wohl ihre einseitige Ansammlung. Dennoch können auch hier, wie nicht eingehender begründet zu werden braucht, durch einseitige Schwerkraftwirkung Unterschiede in der Größe des Druckes entstehen, den die Stärkekörner auf die äußere Plasmaschicht, mit der sie ja dauernd in Berührung sein können, ausüben.

Unsere Beobachtungen stimmen also mit der Statolithentheorie gut überein, obzwar sie keinen neuen Beweis für ihre Gültigkeit erbringen. Aber der Wert einer Theorie steigt, je mehr Tatsachen sie umfassen und von einem einheitlichen Standpunkte erklären kann. Somit hat auch die Feststellung von neuen Tatsachen, die in der Statolithentheorie ihre Erklärung finden, mögen es auch bloße anatomische Fakta sein, ihren unverkennbaren Wert; es sei in dieser Hinsicht z. B. auf die schöne Arbeit von Tischler (1905) hingewiesen.

III.

Die merkwürdigen Veränderungen, welche die meisten, besonders grünen Pflanzen im Dunkeln aufweisen, haben schon zahlreiche Forscher gefesselt, und es wurden nicht nur Versuche gemacht, dieselben kausal zu erklären, sondern auch vom teleologischen Standpunkte aus zu fassen. Am scharfsinnigsten und ausführlichsten ist dies von Godlewski (1889, pag. 484 ff.) geschehen. „Wir sehen also im ganzen," sagt er, „daß es für das Pflanzenleben überhaupt unrationell, ja sogar direkt schädlich wäre, wenn die Sprosse in der Entwicklungsperiode, welche sie unter der Erde, also in Dunkelheit durchzumachen haben, sich in gleicher Weise entwickeln als später, wenn sie bereits ans Licht gekommen sind." Sowohl das Kleinbleiben der Blätter als auch die Streckung der Internodien im Dunkeln, weiter die relativ kleinere Menge der zum Aufbau der Dunkelblätter verwendeten plastischen Substanz, sind sehr rationelle Erscheinungen. „Ebensogut wie bei den dikotylen Pflanzen ist auch die Entwicklung der Monokotylen in der Dunkelheit dem nämlichen Zwecke, möglichst bald das Licht zu erreichen, angepaßt." Mit Recht sagt Godlewski (1889, pag. 487), daß diese Auffassung der Etiolierungserscheinungen naturgemäß und selbstverständlich ist und mit allem, was man über die etiolierten Pflanzen weiß, übereinstimmt. Unter demselben Standpunkte werden wir auch die Stimmungsänderung der plagiogeotropen grünen Organe, welche im Dunkeln so häufig erfolgt, ebenso den strengen negativen Geotropismus, der die Organe meist orientiert, als sehr zweckmäßig erklären müssen. Denn dadurch wird den etiolierten Pflanzen die Möglichkeit gegeben, nicht aufs Geratewohl zu wachsen, sondern in einer Richtung sich zu bewegen, in welcher sie die größte Wahrscheinlichkeit haben, ans Licht zu gelangen.

Pfeffer (1901, pag. 99) nimmt einen ähnlichen Standpunkt wie Godlewski ein. Er sagt in dieser Beziehung: „Die Überverlängerung gewisser Blätter ist übrigens durchaus zweckentsprechend, um z. B. die Hervortreibung aus verdunkelnden Blattscheiden oder aus dem Boden dann zu beschleunigen und zu sichern, wenn die Zwiebel, der Same etc. von einer höheren Bodenschicht bedeckt sind. Für diesen Zweck ist auch die Überverlängerung der Internodien dann wichtig, wenn durch die Streckung dieser die Blätter an Luft und Licht zu bringen sind. Ferner ist es vorteilhaft, wenn im Dunkeln eine weitgehende Ausbildung der Blätter unterbleibt, die nur im Licht ihre funktionelle Aufgabe erfüllen können."

Schließlich soll noch Massart (1903, p. 67) angeführt werden, welcher unter dem teleologischen Gesichtspunkte die Art und Weise untersuchte, wie die Pflanzen aus der Erde — in der Natur z. B. im Frühjahr — ans Licht gelangen. Auch er findet in den verschiedenen Etiolierungserscheinungen zweckmäßige Reaktionen.

Es wird wohl interessant sein, das Verhalten der von mir untersuchten Lebermoose vom telelogischen Standpunkte zu betrachten.

Das Verhalten von Lophocolea bidentata und Lejeunia serpyllifolia im Dunkeln ist unzweckmäßig. Denn die Pflanze wächst ganz desorientiert und krümmt sich ganz unregelmäßig, so daß einige Pflanzen direkt abwärts wachsen, andere horizontal, wobei sie sich spiralig einrollen können usw. Wenn wir es bei anderen Moosen, welche gemeinsam mit Lophocolea wachsen, als zweckmäßig bezeichnen, daß sie negativ geotropisch nach oben wachsen, und zwar entweder ihre Stämmchen oder wenigstens die Rhizoiden, so wird man doch nicht die völlige Desorientation der unter denselben Bedingungen wachsenden Lophocolea ebenfalls für zweckmässig erklären. Die Annahme, bei Lophocolea sei dadurch, daß ihre Sprosse in allen möglichen Richtungen im Dunkeln wachsen, die Wahrscheinlichkeit gegeben, daß einige unter diesen verschiedenen Richtungen ans Licht führen werden, kann kaum befriedigen, denn das Wachstum der Stämmchen ist so unregelmäßig, daß die meisten Exemplare die einmal verlassene Wachstumsrichtung wieder einschlagen und sich so gewissermaßen in einem Circulus vitiosus aufhalten. Anders wäre es, wenn die Sprosse in allen möglichen Richtungen, aber geradlinig wachsen würden. Dann wäre tatsächlich die Wahrscheinlichkeit gegeben, daß, soweit das überhaupt durch Wachstum möglich ist, einige Pflanzen das Licht erreichen werden. Weiter fällt bei Lophocolea bidentata noch der Umstand ins Gewicht, daß sie relativ sehr langsam wächst. In einer Kultur, welche am 19. Dezember 1905 ins Dunkel gestellt (bei 18–21 ° C) wurde und welche neben Lophocolea noch ein Mnium enthielt, waren am 27. Februar 1906 die etiolierten Teile von Mnium durchschnittlich 45 mm (einige sogar 53 mm), diejenigen von Lophocolea jedoch bloß 7, höchstens 8,4 mm lang.

Dabei ist auch die Erscheinung nicht zweckmässig, daß die Internodien von Lophocolea nicht regelmäßig länger im Dunkeln als am Licht ausfallen. Denn wie wir gesehen haben, verhält sich auch hierin die Pflanze recht unregelmäßig, und wenn sie gleich lange Internodien im Dunkeln bildet, wobei die gleiche Anzahl der hier unnützen Blätter auf irgend einer Strecke des etiolierten Stämmchens gebildet werden muß, wie am Licht, so ist darin wohl eine Materialverschwendung zu

sehen, obzwar dieselbe dadurch vermindert wird, daß im Dunkeln erheblich kleinere Blätter gebildet werden als am Licht.

Trotz alledem ist das Verhalten von Lophocolea im Dunkeln dennoch zweckmäßiger als dasjenige von Pellia epiphylla. Denn die Sprosse dieser Pflanze wachsen im Dunkeln überhaupt nicht, sie sterben dann von hinten allmählich ab; in meinen Versuchen waren allerdings noch nach einem viermonatlichen Aufenthalt im Finstern die meisten Sprosse nicht abgestorben. Diese Pflanzen wären aber sicher im späteren Verlaufe des Aufenthaltes im Dunkeln abgestorben. Ihr passives Verhalten im Dunkeln, wo sie nicht einmal aufwärts wachsende und sich nicht verzweigende, daher gewissermaßen etiolierte Rhizoide bilden, wie das z. B. Fissidens adiantoides und decipiens tun, ist höchst unzweckmäßig, denn es führt, wo durch äußere, rein zufällige Faktoren die Pflanze nicht ans Licht gebracht wurde, zu ihrem Tode.

Auch bei den Sporogonen von Aneura pinguis wäre es zweckmäßiger, wenn sie die Fähigkeit hätten, geotropisch zu reagieren, wie das diejenigen von Pellia calycina und epiphylla tun. Denn da sie im Dunkeln ganz desorientiert wachsen, so ist ihnen kaum die Wahrscheinlichkeit gegeben, in genügend zahlreichen Fällen ans Licht wieder zu gelangen. Dagegen ist ihr Heliotropismus ebenso wie derjenige der Sporogone bei Aneura, sowie der bei den untersuchten Pellia-Arten wohl zweckmäßig.

Obzwar neuerdings Treboux (1905) die älteren Angaben von Borodin (1868), Leitgeb (1876), W. Schulz (1902) über die Notwendigkeit des Lichtes für die Keimung der Moossporen bestreitet (unter den geprüften Arten führt er auch Pellia epiphylla an), so ist es doch sicher, daß das Licht die Keimung sehr fördert und beschleunigt. Treboux bemerkt selbst (l. c. pag. 400): „Vor allem fällt der begünstigende Einfluß auf, den das hell diffuse Licht bei fast allen Arten auf die Keimung der Moossporen ausübt.“ Und weiter: „Natürlich ist hier und im folgenden nur eine Beschleunigung im Beginn der Keimung und in der Entwicklung der ersten Keimungsstadien gemeint.“ Es ist sicher, daß auch bei diesem Sachverhalte es für das Moos vorteilhaft ist, wenn es die Sporen auf einen möglichst gut beleuchteten Ort aussäen kann, wozu der starke Heliotropismus der Kapselstiele wohl beitragen kann. Im schwachen Licht kann ja, wie Klebs (1893, pag. 648) sagt, die Bildung von Moosknospen am Protonema gänzlich ausbleiben, was für die betreffende Art jedenfalls mit einem großen Nachteil verbunden ist.[1])

---

1) Ich habe nachträglich mit den Sporen von Pellia epiphylla und calycina die Trebouxschen Versuche wiederholt und konnte seine Angaben bestätigen.

Denn je stärker die Sporen beleuchtet werden, desto besser und früher entwickeln sich die jungen Pflanzen. Das Licht hat ja für die Keimung selbst eine gewisse Bedeutung, weiter hängt die Bildung von normalen Pflanzen an dem Protonema von einer genügend starken Beleuchtung ab, wie das Leitgeb (1876), Klebs (1893), Schostakowitsch (1894) nachgewiesen haben. Es ist daher mit großem Vorteil verbunden, wenn sich das Sporogon zur Lichtquelle krümmt und die Sporen auf beleuchtete Orte aussäet.

Man kann die Resultate unserer Betrachtungen kurz so resumieren, daß sich zwar zahlreiche Pflanzen, für welche das Erlangen des Lichtes von irgendwelcher Bedeutung ist, im Dunkeln zweckmäßig verhalten, und zwar sowohl was ihre formative Tätigkeit als auch ihre Reaktionsfähigkeit betrifft, daß dies jedoch in anderen (wohl seltenen) Fällen nicht der Fall ist. Denn wir haben Pflanzen kennen gelernt, die sich im Dunkeln entweder ganz passiv, oder ohne irgend eine zweckmäßige Reaktion auf den Lichtmangel aufzuweisen, verhalten. Auch hier kann man von einer primären und allgemeinen Zweckmäßigkeit des Verhaltens der Pflanzen im Dunkeln nicht sprechen. Man könnte allerdings das nicht zweckmäßige Verhalten von Lophocolea, Lejeunia, Pellia epiphylla, Plagiochila asplenioides usw. so erklären, daß sie in der Natur äußerst selten Gelegenheit haben, ins Dunkle zu kommen. Sie besitzen keine tief unterirdischen Teile, welche unterirdischen Zwiebeln, Knollen und Rhizomen höherer Pflanzen analog wären. Die Ausläufer, welche z. B. Plagiochila besitzt, sind doch nicht ganz unterirdisch, vielmehr wachsen sie häufig in schwacher Beleuchtung. Es wäre bei ihnen also die Fähigkeit, zweckmäßig im Dunkeln sich zu verhalten, ziemlich unnütz. Doch spricht gegen diese Erklärung der Umstand, daß z. B. Pellia calycina, Fegatella, Marchantia usw. im Dunkeln etiolieren und in jeder Beziehung sich zweckmäßig verhalten [1]).

Die wichtigsten Resultate.

Die verschiedenen Leber- und Laubmoose verhalten sich im Dunkeln sehr verschiedenartig. Einige zeigen kein merkliches, andere ein sehr kurzes und ohne Etiolierungserscheinungen andauerndes Wachstum, andere schließlich wachsen im Dunkeln sehr stark und andauernd, wobei sie verschiedene Etiolierungserscheinungen ausweisen. Von diesen sind die

---

1) Trichocolea tomentella wächst mehrere Monate im Dunkeln, wobei sie orthotrop ist, obzwar sie am Licht stark plagiotrop und dorsiventral erscheint. Sie bleibt im Dunkeln fast unverzweigt, das Stämmchen wird immer dünner. Die Endknospe ist nicht eingekrümmt.

meisten geotropisch, sie wachsen im Dunkeln orthotrop oder sehr steil schräg (plagiotrop) aufwärts.

Von ageotropischen, im Dunkeln stark wachsenden Lebermoosen wurden Lophocolea bidentata und Lejeunia serpyllifolia untersucht. Sie erscheinen im Dunkeln völlig desorientiert. In ihrem Stämmchen gibt es keine Stärke und auch keine andere Statolithen. Anfangs wachsen sie stark hyponastisch, später nutieren sie ganz unregelmäßig.

Die Sporogone von Aneura pinguis entbehren ebenfalls jeglicher Statolithenstärke, im Streckungsstadium enthalten sie überhaupt keine Stärke, im Dunkeln zeigen sie sich ebenfalls desorientiert. Dagegen sind die vegetativen Sprosse stark geotropisch und enthalten reichliche Statolithenstärke.

Die Sporogone von Pellia calycina können ebenfalls im Dunkeln wachsen, sie sind jedoch nur schwach geotropisch. Eine völlige Aufrichtung aus der horizontalen Lage führen im Dunkeln nur sehr spärliche Individuen aus. Während der definitiven Streckung verlieren sie ihren Geotropismus. Sie enthalten im Kapselstiele reichliche, aber meist nur diffus in der Zelle, zwischen der Zellwand und der Vakuolenwand, befindliche Stärke, die eine sehr geringe Beweglichkeit aufweist.

Die Sporogone von Pellia epiphylla sind dagegen stark geotropisch und führen die Reaktion prompt aus. Sie enthalten in den Kapselstielen reichliche, leicht bewegliche Statolithenstärke.

Die Sporogone der drei letzten Lebermoose sind stark positiv heliotropisch, am stärksten jene von Aneura pinguis und Pellia calycina, schwächer diejenigen von Pellia epiphylla. Die Perzeptions- und Reaktionsfähigkeit (ebenso wie die definitive Streckung der Kapselstiele) ist keineswegs an das Vorhandensein der Kapsel gebunden. Auch kann der oberste Teil des Stieles selbst abgeschnitten werden, ohne daß die heliotropische Reaktion dadurch gehemmt wäre. Der Wundshock ist hier, wenn er überhaupt vorhanden ist, nur kurz andauernd und schwach.

Am Klinostaten mit vertikaler Achse und einseitiger Beleuchtung ist eine heliotropische Reaktion gut möglich. Es handelt sich da nicht um eine Reaktion auf eine intermittierende Reizung, sondern um eine resultierende Reaktion auf eine kontinuierliche Reizung. Wenn sich horizontal auf einen solchen Klinostaten gelegte Sporogone von Aneura pinguis aufrichten, so kann es sich dabei um eine rein heliotropische Reaktion handeln. Positiv heliotropische orthotrope Organe befinden sich am Klinostaten mit vertikaler Achse und schräg von oben seitlich auffallendem Licht in einer stabilen Ruhelage, wenn sie aufwärts, parallel

mit der Klinostatenachse wachsen. Die zu dieser inverse Lage ist eine labile Ruhelage.

Die vegetativen Sprosse von Pellia calycina wachsen im Dunkeln sehr gut, und zwar steil schräg aufwärts. Sie reagieren ausgezeichnet geotropisch und besitzen reichliche Statolithenstärke. Pellia epiphylla wuchs im Dunkeln überhaupt nicht. Sie enthält bloß diffuse, unbewegliche Stärkekörner. Daß weder diese Pflanze noch Lophocolea bidentata am Licht geotropisch sind, wird dadurch wahrscheinlich gemacht, daß sie gleich schnell die analogen heliotropischen Reaktionen ausführen, mögen dieselben in der Richtung aufwärts oder abwärts vor sich gehen, was aus dem Vergleiche der Reaktionsgeschwindigkeiten bei Pflanzen hervorgeht, die einerseits von oben, anderseits von unten beleuchtet wurden.

Das Verhalten der vegetativen Sprosse von Pellia epiphylla, Lophocolea bidentata und Lejeunia serpyllifolia, sowie dasjenige der Sporogone von Aneura pinguis im Dunkeln muß als unzweckmäßig betrachtet werden.

Nachtr. Anmerkung. Ich habe nachträglich die Etiolierungsversuche mit Lophocolea und Pellia epiphylla im Gewächshaus und auch im Freien ausgeführt, jedoch mit demselben Resultate wie im Laboratorium selbst.

Literaturverzeichnis.

1. Askenasy (1874), Über das Wachstum der Fruchtstiele von Pellia epiphylla. Bot. Ztg. 1874, Bd. XXXII.
2. Bittner, K., Über Chlorophyllbildung im Finstern bei Kryptogamen. Österr. bot. Zeitschr. 1905, No. 5.
3. Borodin, J. (1868), Über die Wirkung des Lichtes auf einige höhere Kryptogamen. Bull. de l'Acad. de sc. de St. Petersburg 1868, T. XII.
4. Fitting, H. (1905), Die Reizleitungsvorgänge bei den Pflanzen. Ergebnisse der Physiologie 1905, IV.
4a. Frank, A. B. (1870), Die natürliche wagerechte Richtung von Pflanzenteilen etc. Leipzig 1870.
5. Gius, L. (1905), Über die Lageverhältnisse der Stärke in den Stärkescheiden der Perigone von Clivia nobilis Lindl. Österr. bot. Zeitschr. 1905.
6. Godlewski, E. (1889), Über die biologische Bedeutung der Etiolierungserscheinungen. Biol. Zentralbl. 1889, Bd. IX.
7. Goebel, K. (1898), Organographie der Pflanzen, 1898—1901.
8. Haberlandt, G., Bemerkungen zur Statolithentheorie. Jahrb. f. wiss. Bot. 1905, Bd. XLII.
9. Klebs, G. (1893), Über den Einfluß des Lichtes auf die Fortpflanzung der Gewächse. Biol. Zentralbl. 1893, Bd. XIII.
10. Leitgeb, H. (1875), Untersuchungen über die Lebermoose, Leipzig 1875, Heft II.

11. Ders. (1876), Die Keimung der Lebermoossporen in ihrer Beziehung zum Lichte. Sitzungsber. d. K. Akad. Wien, Mathem.-naturw. Klasse, 1876, Bd. LXXIV.
12. MacDougal, D. T. (1903), The influence of light and darkness upon Growth and development. Mem. New York bot. Garden 1903, Vol. II.
13. Massart, Jean (1903), Coment les plantes vivaces maintiennent leur niveau souterrain. Bull. du jardin botanique de l'état à Bruxelles 1903, Vol. I.
14. Němec, B. (1901), Über die Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1901, Bd. XXXVI.
15. Ders. (1904), Induktion der Dorsiventralität bei den Moosen. Abhandl. der böhm. Akademie Prag, 1904 (böhmisch). Résumé im Bulletin derselben Akademie.
16. Ders. (1904), Die Stärkescheide der Cucurbitazeen. Bull. intern. de l'Acad. des sciences de Bohême 1904.
17. Ders. (1904), Einiges über den Geotropismus der Wurzeln. Beih. z. Bot. Zentralbl. 1904, Bd. XVII.
18. Pfeffer, W. (1901), Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., 1901, Bd. II.
19. Schimper, A. F. W. (1885), Untersuchungen über die Chlorophyllkörner und die ihnen homologen Gebilde. Jahrb. f. wiss. Bot. 1885, Bd. XVI.
20. Schostakowitsch, W. (1894), Über die Reproduktions- und Regenerationserscheinungen bei den Lebermoosen. Flora, Ergbd. 1894, Bd. LXXIX.
21. Schulz, N. (1902), Über die Einwirkung des Lichtes auf die Keimungsfähigkeit der Sporen der Moose, Farne und Schachtelhalme. Beih. z. Bot. Zentralbl. 1902, Bd. XI.
22. Spisar, K. (1905), Über den Einfluß der Schwerkraft und des Lichtes auf kriechende Sprosse. Abhandl. d. böhm. Akad. Prag 1905 (böhm.).
23. Tischler, G. (1905), Über das Vorkommen von Statolithen bei wenig oder gar nicht geotropischen Wurzeln. Flora 1905, Bd. XCIV.
24. Treboux, O. (1905), Die Keimung der Moossporen in ihrer Beziehung zum Licht. Ber. d. D. bot. Gesell. 1905.
25. Wiesner, J. (1897), Über Taeniophyllum. Sitzber. d. Kais. Akad. Wien, Math.-naturw. Klasse, 1897, Bd. CVI, I.

Prag, Pflanzenphysiologisches Institut der K. K. böhmischen Universität.

Ergänzungen zur Morphologie und Anatomie der Ausläufer von Nephrolepis.

Von Adolf Sperlich.

Hierzu Tafel III und IV.

Über den morphologischen Wert der blattlosen Ausläufer von Nephrolepis finden wir bei den älteren Botanikern geteilte Ansichten. Die Franzosen Brogniart und Trécul halten diese Organe für echte Wurzeln, die Deutschen Kunze und Hofmeister ganz im Gegensatze für echte Sprosse, de Bary und Russow erweisen sich als Vermittler, insofern die Ausläufer von Nephrolepis von den Letztgenannten als Sprosse mit Wurzelcharakteren angesprochen werden. Überschaut man die Merkmale der genannten Organe, so wird die Teilung der Meinungen sofort verständlich, denn in der Tat finden sich hier Charaktere der Wurzel mit Merkmalen der Achse vereinigt, und es hing, wie in solchen Fällen meistens, die Ansicht des Forschers vom persönlichen Empfinden der größeren Bedeutung dieser oder jener Merkmale ab.

Die eingehende morphologische und anatomische Untersuchung, welche Lachmann[1]) den in Frage kommenden Ausläufern von Nephrolepis angedeihen ließ, kräftigte die Ansicht, daß diese Organe als Sprosse zu deuten sind, und tatsächlich kann diese Auffassung heute als die fast allgemein gültige bezeichnet werden[2]).

In dem im Jahre 1905 erschienenen I. Teile der „Vergleichenden Morphologie der Pflanzen“ von J. Velenovský[3]) nimmt man indes neuerlich Bedenken gegen die echte Sproßnatur der Ausläufer wahr,

1) Lachmann, Recherches sur la morphologie et l'anatomie des Fougères. Compt. rend. des séanc. de l'Acad. des sciences, Paris 1885, Tome CI, S. 603 ff.

Lachmann, Contributions à l'histoire naturelle de la racine des Fougères. Lyon 1889, Verlag der Assoc. typograph. F. Plan, S. 146 ff. In der an zweiter Stelle genannten Arbeit findet man auf Seite 146—148 eine ausführliche Behandlung der Kontroverse mit Angabe der einschlägigen Literatur.

2) Goebel schreibt in den „Pflanzenbiologischen Schilderungen I“. (Marburg 1889): „An der Sproßnatur der teilweise als „Wurzeln“ bezeichneten Ausläufer kann kein Zweifel sein.“ S. 203, Fußnote.

3) Prag, Verlag Řivnáč, 1905.

wiewohl auch Velenovský in einer früheren Publikation[1]) sich für die Achsennatur der genannten Organe ausgesprochen hat. Nach der jetzigen Auffassung Velenovskýs wäre den Ausläufern von Nephrolepis dieselbe Bedeutung zuzuschreiben wie den Wurzelträgern von Selaginella; sie seien wie diese, schreibt Velenovský, Meristemauswüchse der Achse, aus welcher sie hervorkommen, und noch zu eben dieser Achse gehörig[2]).

Für den neuen morphologischen Begriff führt nun der genannte Autor bei Nephrolepis den Namen „Achsenträger" ein in Übereinstimmung mit „Wurzelträger" bei den Selaginellen. Was Velenovský veranlaßt, die Ausläufer von Nephrolepis Achsenträger zu benennen, ist die Tatsache, daß die Ausläuferspitze mit einem Male Blätter zu bilden beginnt, mithin der blattlose Ausläufer zu einer regelrechten beblätterten Achse wird und als solche weiterwächst.

Bei der Betrachtung der Abbildungen von Nephrolepis tuberosa, die Velenovský[3]) gibt, fällt sofort auf, daß nur ein Teil der Ausläufer berücksichtigt wird: die bald mehr bald weniger horizontal knapp ober oder unter dem Boden dahinkriechenden Stolonen. Für diese mag auch, die Richtigkeit der Velenovskýschen Auffassung vorausgesetzt, der Name „Achsenträger" entsprechend sein. Es haben jedoch schon die älteren Autoren neben diesen eben erwähnten Ausläufern, die von Lachmann „stolons aériennes", Luftstolonen, genannt werden, eine zweite Art von Ausläufern unterschieden, welche meist in den Boden hineinwachsen, reichlich Wurzeln erzeugen und sich mitunter durch eine kräftigere Verzweigung von den Luftstolonen unterscheiden. Lachmann nennt diese Art Ausläufer „stolons souterraines" und bemerkt, daß auch sie mitunter durch entsprechende Wachstumskrümmungen zu Luftstolonen werden können. Gerade die Untersuchung der Bodenstolonen war es übrigens, die Trécul, welcher den Wurzelcharakter der Nephrolepisausläufer seinerzeit gegen Lachmanns Auffassung zu behaupten versuchte[4]), zu dem Ausspruche veranlaßt hat:

---

1) Velenovský, Poznámky ku morfologii rhizomů kapradin, Bemerkungen zur Morphologie der Farnrhizome. Sitzungsber. der königl. Akad. der Wissensch., Prag 1890, S. 171, 172.

2) Vergleichende Morphologie, S. 233.

3) Bemerkungen zur Morphol. der Farnrhizome, Taf. V, Fig. 7; Vergleichende Morphologie, S. 232.

4) Trécul, Nature radiculaire des stolons des Nephrolepis. Compt. rend. des séanc. de l'Acad. des sciences, Paris 1885, Tom. CI, S. 915 ff.

Sind die Ausläufer keine Wurzeln, so hat die Mutterachse von Nephrolepis überhaupt keine Wurzeln.

Für diese Bodenstolonen aber, die sich, wie später gezeigt werden wird, weder anatomisch noch entwicklungsgeschichtlich von den Luftstolonen unterscheiden, paßt der Name „Achsenträger" in den meisten Fällen ganz und gar nicht, und es würde, da Luft- und Bodenstolo tatsächlich morphologisch dasselbe sind, dieser Name einem nicht alle möglichen Fälle in sich fassenden und daher nicht ganz richtigen Begriffe entsprechen.

Von allen in den Gewächshäusern des Botanischen Gartens zu Innsbruck kultivierten Nephrolepispflanzen gedeiht eine aus dem Botanischen Garten in Hamburg bezogene N. tuberosa Presl.[1]) am besten. An diesem reichlich Ausläufer und Tochterpflanzen bildenden Exemplare verfolgte ich durch mehrere Monate die Bildung und die weitere Entwicklung der Stolonen und möchte nun meine diesbezüglichen Beobachtungen mitteilen und die mitgeteilten Tatsachen durch Bilder veranschaulichen. Gerade die Wiedergabe der letzteren scheint mir deswegen wertvoll, weil sich in der Literatur, soweit sie mir bekannt, bis heute keine vollkommen entsprechende Darstellung der unterirdischen Organe von Nephrolepis vorfindet. Es ergaben sich bei mikroskopischer Untersuchung überdies einzelne Ergänzungen zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Ausläufer, die gleichzeitig mitgeteilt werden.

Gleich an dieser Stelle sei bemerkt, daß sich alle Beobachtungen auf eine Bodenpflanze beziehen, denn es darf nicht außeracht gelassen werden, daß sich Nephrolepis als Epiphyt, den veränderten Lebensbedingungen entsprechend, in manchem wesentlich anders verhalten wird.

Will die Ausläuferspitze mit der Blattbildung beginnen, so verrät sie diese Tendenz in den meisten Fällen schon vorher durch eine

---

1) Diese als Nephrolepis tuberosa Presl. von Hamburg eingesandte Pflanze hat bis heute an keinem Ausläufer die bekannten blattlosen Knollen, die ebenfalls von Lachmann eingehend untersucht und a. a. O. beschrieben wurden, gebildet. Da für Nephrolepis tuberosa die Knollenbildung allgemein angegeben wird, lag die Vermutung nahe, daß es sich im vorliegenden Falle um eine unrichtige oder verwechselte Etikette handeln könnte. Herr Oberlandesgerichtsrat Dr. H. Christ in Basel, dem ein mit reifen Sori versehener Wedel dieser Pflanze vom Institutsvorstande, Prof. Heinricher, zur Bestimmung gesandt wurde, fand indes an dem eingesandten Wedel alle Merkmale der Nephrolepis cordifolia (L) Presl. = Nephrolepis tuberosa (Bory Willd) Presl. und teilte mit, daß er die Pflanze mit keiner anderen Nephrolepisart identifizieren könne.

Immerhin kann, wie ich glaube, falls es sich nicht einmal herausstellt, daß das Individuum unter anderen Bedingungen zur Knollenbildung schreitet, die Pflanze zum mindesten als eine besondere Form der Nephrolepis tuberosa angesehen werden.

reichere Anlage von Seitenzweigen. Diese Seitenzweige, in Vier-, Fünf- oder Sechszahl dicht nebeneinander angelegt, zeigen zunächst ein ungemein träges Wachstum; selbst von den erst nach ihnen angelegten ersten Blättern werden sie im Längenwachstum überflügelt, so daß ihre Anwesenheit gewöhnlich erst bemerkbar wird, wenn die Spreuschuppen, welche die Vegetationsspitze des Ausläufers oder von jetzt ab eigentlich die Vegetationsspitze der jungen Pflanze dicht umhüllen, durch Präparation entfernt sind. Auf Tafel III zeigt Figur 2 die von den paleae bedeckte junge Pflanze, welche an der Spitze eines kurzen Seitenstolo mit ihrer Entwicklung begonnen hat. Nur zwei aus dem Spreuschuppenpelze herauslugende Seitenhöcker sind bemerkbar. Deutlicher zeigt die daneben befindliche Figur 3, welche eine junge Pflanze nach Abtragung der paleae darstellt, die vor der Blattbildung angelegten Seitenzweige. Es lassen sich unschwer an der Figur sechs dicht nebeneinander liegende Seitenhöcker (st_2—st_7) wahrnehmen, der weiter entfernt gelegene, zuerst angelegte Seitenzweig (st_1) nicht mitgerechnet. Diese vor dem ersten Wedel am Vegetationspunkte angelegten Seitenhöcker setzen gewöhnlich erst dann mit einem intensiveren Wachstume ein, wenn das erste Blatt so weit vorgeschritten, daß die ältesten Fiederblättchen vollständig entfaltet sind. Die Stolonen sind nun offenbar positiv geotropisch, denn sie wachsen alle, wenn nicht Hindernisse in den Weg treten, senkrecht nach abwärts, wie dies auf Tafel III in Figur 4 schön ersichtlich ist. Erst der Stolo st_6, der nach den zwei ersten Blättern am Vegetationspunkte angelegt worden ist, zeigt eine andere Beeinflussung von seiten der Schwerkraft; er nimmt den Anlauf, horizontal weiterzuwachsen und wird im späteren Verlaufe zu einem langen, am Boden hinkriechenden Ausläufer. Wie sich die zuerst angelegten, positiv geotropischen Stolonen weiter entwickeln, zeigt Figur 5. Es sind an ihrer ganzen Peripherie zahlreiche Wurzeln hervorgewachsen, die auf dem Bilde nicht alle erscheinen, da beim Ausstechen der Pflanze Beschädigungen des Wurzelwerkes schwer vermieden werden können. Überdies nimmt man an ihnen da und dort einen Seitenhöcker wahr (in der Figur *sh*), der nach meinen Beobachtungen selten weiterwächst. Bei knollenbildenden Nephrolepispflanzen entwickeln sich derartige Seitenhöcker zu den bekannten, bis zur Größe eines Taubeneies heranwachsenden Knollen, die übrigens auch an Luftstolonen angelegt werden können[1]).

---

1) Über die Bedeutung dieser Knollen finden sich in der Literatur zwei Ansichten. Goebel (Pflanzenbiologische Schilderungen I), schreibt auf Grund seiner Experimente mit Nephrolepispflanzen und seiner Untersuchung des Wassergehaltes

Das Spitzenwachstum der senkrecht nach abwärts strebenden Stolonen wird, wenn die Ausläufer die aus Figur 5 ersichtliche Länge erreicht haben, neuerlich ein träges, ja es kann mitunter kaum mehr ein Wachstum festgestellt werden. Von dieser Tatsache kann man sich leicht überzeugen, wenn man die Vegetationsspitze eines Bodenstolo im angegebenen Entwicklungsstadium mit der Vegetationsspitze eines sich am Boden dahinschlängelnden Ausläufers vergleicht. Diese ist schlank, meist nach der einen oder anderen Seite gekrümmt, ihre Scheitelzelle weist stets eben gebildete Segmente auf, die angelegten Wurzeln zeigen noch in einer Entfernung von $^1/_2$ cm und darüber keine vollständige Differenzierung in den Geweben; jene hingegen hat ein breites Ende, ihre Scheitelzelle erhebt sich oft kaum merklich über das Niveau der sie umgebenden Zellen, die Gewebedifferenzierung ist schon in den jüngsten Segmenten sehr weit vorgeschritten, und in einer Entfernung von nicht ganz 1 mm vom Scheitel kann man Wurzeln von 1,5—2 cm Länge mit vollendeter Gewebedifferenzierung antreffen. Zur Veranschaulichung des Gesagten mögen die Figuren 9, 10 und 6 auf Tafel III und Figur 5 auf Tafel IV dienen. Figur 9, Tafel II stellt die schlanke, schwach nach aufwärts gekrümmte

---

der Knollen, S. 204: „Die Knollen werden also der Hauptsache nach als Wasserspeicher zu betrachten sein und stellen eine eigentümliche Form derselben dar, womit die Fähigkeit des Farnes, auch an trockenen Standorten zu wachsen, zusammenhängt.“ Bei Velenovský (Vergleichende Morphologie der Pflanzen I.) treffen wir eine andere Ansicht an, denn er sagt S. 233: „Insbesondere die Knollen von Nephrolepis tuberosa enthalten reichliche Reservestoffe und dienen wie die Knollen der Phanerogamen zur vegetativen Vermehrung. Wenn sie in ein geeignetes Substrat geraten, so sprossen sie aus der Scheitelknospe in einen neuen beblätterten Stamm.“ Was die Reservestoffe anbelangt, so kann hervorgehoben werden, daß die Zellen der jungen Knolle (Längsdurchmesser derselben bis zu 7 mm) mit Stärkekörnern dicht gefüllt sind. Die ausgewachsenen Knollen enthalten zwar, wie schon Lachmann (Contrib. à l'hist. nat. de la racine des Fougères, S. 156) bemerkt hat, nur kleine Stärkekörner in spärlicher Anzahl, doch ist der Zuckergehalt dieser Knollen jedenfalls ein bedeutender. Ich konnte sowohl im Schnitte auf dem Objektträger als auch im wässrigen Auszuge gepreßter Knollen reichlich kupferreduzierende Substanzen feststellen. Es ist wohl anzunehmen, daß die Knollen je nach den Verhältnissen des Standortes und den übrigen Lebensbedingungen der Pflanze bald mehr als Wasserspeicher, bald mehr der vegetativen Vermehrung dienen werden. Daß der Gehalt an Zucker für die Anziehung und das Festhalten von Wasser im vorliegenden Falle von großer Bedeutung ist, darf als in hohem Maße wahrscheinlich angenommen werden. Vergl. in dieser Beziehung A. Wagner: Über einen Fall besonderer Lebensenergie bei Fourcroya gigantea Vent. Berichte des naturw.-medizin. Vereins in Innsbruck 1902—03, S. 6 u. 17 des Separatabdr.

Über Regenerationsversuche mit Nephrolepisknollen wird Prof. Heinricher demnächst eine Mitteilung publizieren.

Spitze eines Luftstolo, Figur 10 die breite Spitze eines Bodenstolo dar, in Figur 6 erblickt man ganz nahe am Vegetationspunkte (*v*) des Bodenstolo kräftig entwickelte, die Stolospitze weit überragende Wurzeln, und Figur 5 auf Tafel IV soll den Zustand des Vegetationspunktes eines am Ende des kräftigen Wachstums angelangten Bodenstolo stärker vergrößert illustrieren.

Unter Umständen hört aber das beschleunigtere Wachstum der Bodenstolonen nach Erreichung der in Figur 5, Tafel III abgebildeten Länge nicht auf; es wächst vielmehr das Organ weiter, von jetzt ab jedoch nicht mehr streng in der Richtung der Schwerkraft. Scheinbar ohne Gesetz krümmt es sich dahin und dorthin, ja bisweilen schräg nach aufwärts und gelangt mitunter bei fortgesetztem Wachstum neuerdings an die Erdoberfläche, um sich dann als Luftstolo mehr minder wagrecht weiterzuschlängeln und Tochterpflanzen zu erzeugen, wie schon Lachmann hervorgehoben hat. Es ist wohl schwer festzustellen, unter welchen Umständen im einzelnen Falle eine derartige Umstimmung des ursprünglich positiv geotropischen Organs erfolgt, es gelang mir indes, durch ein Experiment leicht diese Umstimmung hervorzurufen.

Ein kräftig entwickelter, weit ausgreifender Ausläufer, dessen Seitenzweige sich vielfach zu Tochterpflanzen entwickelt hatten, wurde knapp neben der Abzweigung eines Seitenstolo, der zu einer beblätterten Achse umgewandelt war, dekapitiert. Es währte nicht lange, und die ursprünglich positiv geotropischen, vor den ersten Blättern angelegten Stolonen der neben der Dekapitationsstelle befindlichen Tochterpflanze verließen ihre eingeschlagene, der Schwerkraftsrichtung parallele Richtung, um sich immer mehr und mehr der Horizontallage zu nähern und endlich in dieser weiterzuwachsen. Gleichzeitig wurden die nach den ersten Wedeln angelegten Ausläufer dieser Pflanze zu intensivem Wachstume angeregt, während dieselben unter gewöhnlichen Umständen erst dann mit größerer Beschleunigung zu wachsen beginnen, wenn die Pflanze genügend gekräftigt ist, drei bis vier Wedel entfaltet hat, und das Wurzelwerk für reichlichere Wasserzufuhr und Nahrung aus dem Boden sorgt.

Figur 1 auf Tafel III stellt einen der zu dem beschriebenen Experimente verwendeten Ausläufer dar. *d* ist die Dekapitationsstelle. Die Stolonen der Tochterpflanze pf_6 konnten leider nicht in ihrer natürlichen Lage photographiert werden[1]); sie erscheinen im Bilde teilweise

1) Zu diesem Zwecke wäre eine größere Anzahl von Klemmen nötig gewesen, was die Klarheit und Gefälligkeit des Bildes stark beeinträchtigt hätte.

vertikal nach abwärts gerichtet, was nicht zutrifft. Sehr gut hingegen sind einige geotropische Krümmungen des ältesten Wedels (*w*) bemerkbar, der durch die Wachstumsbewegungen der Stolonen immer wieder aus seiner Ruhelage gebracht wurde, da der lockere Boden, in welchem die Kultur erfolgte, die ausgewachsenen Teile der Pflanze nicht festhalten konnte. In Figur 7, Tafel III ist diese Pflanze in natürlicher Größe wiedergegeben (*d* die Dekapitationsstelle). Man beobachtet deutlich die nunmehr weit ausgreifenden, ursprünglich jedoch positiv geotropischen Stolonen (st_1—st_4) und überdies das kräftige Hervorwachsen der nach den ersten Blättern angelegten Ausläufer (st_5—st_7).

Durch dieses Experiment ist jedenfalls ein Umstand, der die Änderung in der Wachstumsrichtung der Bodenstolonen mit sich bringt, festgestellt. Wir sehen, daß die Pflanze, wenn einer ihrer kräftigen Ausläufer der Vegetationsspitze beraubt wird — ein Fall, der auch in der Natur sehr häufig eintreten kann —, für ihre weitere vegetative Vermehrung und Ausbreitung dadurch Sorge trägt, daß ursprünglich der Befestigung und Nahrungsaufnahme dienende Organe einer Tochterpflanze, die Bodenstolonen derselben, gleichsam von dieser Funktion enthoben und in den Dienst der Mutterpflanze gestellt werden.

Durch ein zweites Experiment trachtete ich, die an der Grenze des kräftigen Wachstums angelangten Bodenstolonen zu erneuter Beschleunigung anzuregen. Ein starker, mehrere Tochterpflanzen mit positiv geotropischen Bodenstolonen tragender Ausläufer wurde, nachdem die einzelnen Tochterpflanzen mit größtmöglicher Vorsicht aus dem Boden gehoben und hiebei genau darauf gesehen worden war, daß alle Vegetationsspitzen der Stolonen und eine Anzahl von Wurzeln unverletzt blieben, um 90° um seine Längsachse gedreht, und hiedurch die Bodenstolonen und die weiter entwickelten Wedel einiger Tochterpflanzen in eine horizontale Lage gebracht. Die Stolonen und Wurzeln wurden hierauf mit lockerem Mulme reichlich bedeckt. Daß diese Torsion dem horizontalen Ausläufer der Mutterpflanze in Anbetracht seiner großen Länge nicht schaden konnte, war vorauszusehen, und in der Tat arbeitete die Spitze desselben wie vor der Drehung munter fort. Die Wedel der Tochterpflanzen reagierten sehr bald; sie hatten sich fast alle schon während der nächsten Tage aufwärts gekrümmt, an den Stolonen hingegen war selbst nach einer Woche keinerlei Wachstum bemerkbar. Nach zwei Wochen zeigten die Stolonen ein bedenkliches Aussehen, und nach Verlauf einer weiteren Woche konnte die fertige Desorganisation der Organe konstatiert werden. Während der ganzen Versuchsdauer wuchsen die Wedel der Tochterpflanzen und die nach den ersten Blättern

angelegten Stolonen (diese meist senkrecht nach abwärts) unbeeinträchtigt weiter. Im späteren Verlaufe wurden freilich die Tochterpflanzen, die für ihre weitere Entwicklung zum größten Teile auf die Zufuhr von Wasser und Nährstoffen aus der Mutterpflanze angewiesen waren, von gleichalterigen und jüngeren Pflanzen mit unversehrten Bodenstolonen überholt. Das Resultat dieses Experimentes war also ein negatives. Aber gerade als solches ist es von Wert, denn wir sehen, daß die Bodenstolonen nach Ausbildung eines kräftigen Wurzelwerkes sich nicht allgemein wenigstens zu weiterem Wachstume zwingen lassen, daß demnach für die ursprünglich positiv geotropischen Bodenstolonen die Herstellung einer reichen Bewurzelung Hauptaufgabe ist, eine Aufgabe, welche nach Erreichung einer bestimmten Länge des Organs als vollkommen gelöst betrachtet werden kann. Daß Bodenstolonen nach Vollendung dieser Aufgabe unter Umständen sich zu weiterer Arbeit anschicken, ist schon oben des Näheren erörtert worden.

Aus dem bisher Mitgeteilten ergibt sich, daß bei der auf dem Erdboden zur Entwicklung gelangenden Tochterpflanze von Nephrolepis die Bildung von 4—6 dicht nebeneinander angelegten Stolonen der Blattbildung vorangeht, und daß diese Stolonen (mitunter auch einzelne nach dem ersten Wedel angelegte Ausläufer) im weiteren Verlaufe der Entwicklung zunächst streng positiv geotropisch in den Erdboden wachsen, um hier zahlreiche Wurzeln zu erzeugen. Erst nachdem die Tochterpflanze durch die Tätigkeit der Bodenstolonen genügend im Erdreiche verankert, und dieses zur Nahrungsquelle für die Pflanze gemacht, damit aber auch die völlige Unabhängigkeit der Tochter- von der Mutterpflanze hergestellt wurde, beginnen jüngere zwischen den Wedeln der Pflanze angelegte Stolonen mit einem beschleunigteren Wachstume und zwar meist in horizontaler Richtung (Luftstolonen). Leider war es mir bis heute nicht möglich, die Bildung und das Wachstum der Stolonen an einer aus dem Prothallium sich entwickelnden Pflanze zu verfolgen, doch scheint es mir nach allem sehr wahrscheinlich, daß auch die Keimpflanze von Nephrolepis, sofern sie auf dem Erdboden zur Entwicklung gelangt, zunächst neben den Blättern und Wurzeln positiv geotropische Bodenstolonen erzeugt, um erst durch diese genügend erstarkt mit den bekannten mehr oder weniger horizontal wachsenden Ausläufern auf Eroberung eines größeren Verbreitungsbezirkes auszugehen[1]). Ich habe zurzeit eine große Zahl schöner Prothallien aus

1) Über die Bildung von Stolonen an der aus dem Prothallium sich entwickelnden Keimpflanze finde ich nur bei Velenovský eine Bemerkung. Der genannte Forscher schreibt (Vergleichende Morphologie der Pflanzen, I, pag. 234):

den Sporen der Versuchspflanze gezogen und hoffe, daß mir diese Kultur die weitere Verfolgung der in Frage kommenden Verhältnisse gestatten wird.

Das bisher Beobachtete zeigt jedoch schon zur Genüge, daß vegetative Vermehrung oder das „Tragen von Achsen" nicht die alleinige Aufgabe der blattlosen Ausläufer von Nephrolepis ist, daß dieselben vielmehr bei Bodenpflanzen zunächst für die Bewurzelung und Verankerung des jugendlichen Individuums zu sorgen haben. Wollte man mit Velenovský die Ansicht teilen, daß die blattlosen Ausläufer von Nephrolepis als Organe sui generis zu betrachten sind, dann wäre für diese, die Bewurzelung besorgenden Stolonen jedenfalls statt des nicht zutreffenden Namens „Achsenträger" die Bezeichnung „Wurzelträger" einzuführen.

Zum Schlusse dieses Abschnittes möchte ich noch zwei Tatsachen kurz erwähnen:

1. Auch die Seitenzweige eines horizontal wachsenden Luftstolo der Mutterachse können direkt in den Erdboden hineinwachsen und reichlich Wurzeln erzeugen; dadurch wird wahrscheinlich der Pflanze die Möglichkeit geboten, eine an Nährstoffen oder Wasser reichere Stelle des Bodens im Interesse des ganzen Stockes gründlich auszunützen, ohne erst an dieser Stelle eine Tochterpflanze zu entwickeln, was ja immer zunächst einen größeren Materialverbrauch für die Mutterpflanze bedeuten würde. Derartige direkt vom Ausläufer der Mutterpflanze aus in den Boden gewachsene Stolonen sind st_1 und st_2 in Figur 1, Tafel III.

2. Der Umstand, daß die Hauptbewurzelung der Pflanze durch die wurzelbildende Tätigkeit der Bodenstolonen erfolgt, hindert die blattbildende Achse nicht, überdies auch noch selbst Wurzeln zu treiben, wie das Figur 5 auf Tafel III (*wu*) deutlich zeigt.

Wurzelbildung und Verzweigung der Ausläufer.

Da die Farnwurzeln zumeist in allernächster Nähe des Achsenvegetationspunktes angelegt werden, und infolgedessen sehr häufig ein Durchwachsen schon gebildeter Gewebe von seiten der jungen Wurzel,

„Die junge Keimpflanze von N. tuberosa besitzt ein normales, ziemlich dicht mit Blättern bedecktes Rhizom, aus welchem erst im fortgeschrittenen Alter die dünnen blattlosen Ausläufer sprossen."

Ich halte es nun sehr für möglich, daß dem Hervorsprossen der genannten dünnen blattlosen Ausläufer auch bei der Keimpflanze die Bildung von Bodenstolonen vorausgeht, die vielleicht bisher übersehen worden sind.

wie solches bei den Phanerogamen gewöhnlich ist, nicht notwendig wird, war bei oberflächlicher Betrachtung die Meinung möglich, daß die Wurzeln bei den Farnen in vielen Fällen exogene Bildungen seien[1]. Es ist das Verdienst Lachmanns[2], auf Grund der Untersuchung von Achsenspitzen verschiedener Farne nachgewiesen zu haben, daß die Wurzelmutterzelle am Vegetationspunkte in jener Meristemschichte zur Ausbildung gelangt, aus welcher sich in der Folge der Perizykl und die Endodermis differenzieren, daß mithin die Wurzel bei den untersuchten Farnen den gleichen Ursprung nimmt wie bei den Samenpflanzen. Unter den von Lachmann untersuchten Objekten finden wir auch die Spitzen der Stolonen von Nephrolepis. In der Tat können wir besonders an der Spitze der im früheren Abschnitte näher besprochenen Bodenstolonen während der Zeit des intensivsten Wachstums derselben stets eine große Zahl von Wurzelanlagen nah beisammen in den verschiedensten Stadien der Entwicklung antreffen. Auch die Luftstolonen treiben Wurzeln, doch ihrer Aufgabe gemäß nur in geringer Zahl.

Nach Lachmann werden die von der Scheitelzelle der Nephrolepisstolonen abgeschnittenen Segmente durch tangentale Teilungswände in drei Arten von Initialen zerlegt. Aus den zu äußerst gelegenen Initialen entstehen in der Folge Epidermis und Rinde, aus den in der Mitte gelegenen Initialen Perizykl und Endodermis, aus den innersten die verschiedenen Gewebselemente des zentralen Gefäßbündels. Die Wurzelmutterzelle bildet sich sehr bald aus einer der mittleren Initialzellen und ist als solche durch die erste Haubenkalotte leicht erkenntlich. Während sich nun an Stellen, wo keine Wurzel angelegt ist, die äußersten Initialzellen durch weitere tangentale Teilungen allmählich zu Epidermis und Rinde differenzieren, bleiben diese äußersten Initialen in der Nähe der Wurzelanlage einschichtig und bedecken in der Folge eine Zeit lang die hervorwachsende junge Wurzel vollständig. Ich habe die von Lachmann beschriebenen Verhältnisse nachuntersucht und bis auf die Bildung der Wurzelhaube bestätigt gefunden.

Die Vegetationsspitze der Nephrolepisausläufer erinnert infolge der in den Segmenten vor den Periklinen erscheinenden Antiklinen

---

1) Wirklich exogenen Ursprungs sind nach Kny (Die Entwicklung der Parkeriaceen, dargestellt an Ceratopteris thalictroides; Nova acta Acad. Leop., Bd. XXXVII) die Wurzeln von Ceratopteris; vergl. diesbezüglich auch Velenovský, Vergleichende Morphologie der Pflanzen, I, pag. 181.

2) Lachmann, Sur l'origine des racines latérales dans les Fougères (Compt. rend. des séanc. de l'acad. d. scienc., Paris 1887, Tome CV, pag. 135 ff.).

sehr an die Vegetationsspitze der Equisetumachse. Verfolgen wir nun die unter dem Vegetationspunkte auftretenden tangentalen Teilungen an der Hand der Figur 3 auf Tafel IV.

Die Periklinen p_1 und p_2, wovon die letztere zeitlich nach der ersten entsteht, teilen die durch Antiklinen gebildeten Segmentteile zunächst in zwei Arten von Initialen: nach innen Initialen für die Gewebe des zentralen Gefäßbündels (g), nach außen Zellen ($e + r$), welche durch die später auftretende Perikline p_3 neuerdings in zwei Arten von Initialen zerlegt werden. Aus den nach innen gelegenen Produkten dieser neuerlichen Zerlegung (e) entstehen in der Folge die Bündelscheide und die Endodermis, aus den nach außen gelegenen Teilungsprodukten (r) die Rinde und Epidermis. Die in einzelnen gelungenen Präparaten nicht unschwer verfolgbaren, aus der Initiale e stammenden Zellen sind in der Figur der größeren Deutlichkeit wegen durch Schattierung hervorgehoben. In der Tat liegt die Wurzelmutterzelle (w) stets im Bereiche dieser Zellen. Während aber Lachmann, wie oben erwähnt, angibt, daß sich die Rindeninitialen in der Nähe der Wurzelanlage nicht tangental weiter teilen, sondern einschichtig bleiben, geht aus der Figur deutlich hervor, daß auch r durch eine weitere Perikline (p_4) geteilt wurde, und daß die ersten Kalotten der Wurzelhaube (K) durch Zellwände, die in Rindeninitialen auftreten, gebildet sind. Damit ist aber eine weitere Übereinstimmung der Farnwurzelanlage mit den Verhältnissen, die wir bei den Phanerogamen antreffen, gefunden; denn auch bei diesen entstehen die ersten Kalotten der Wurzelhaube zumeist durch Teilungen in den zu innerst gelegenen Schichten des Rindengewebes.

Zwei weitere Stadien der Wurzelentwicklung finden sich in Fig. 4 der Tafel IV dargestellt. Die durch die Tätigkeit der Wurzelscheitelzelle entstehenden Zellen sind äußerst schwer von den in steter Teilung begriffenen Rindenzellen des wurzelbildenden Ausläufers abzugrenzen, im weiteren Verlaufe der Entwicklung wird eine Abgrenzung ganz unmöglich, und schon in einer Entfernung von 1—2 mm von der Spitze ist die Anwesenheit einer Seitenwurzel innerhalb des Rindengewebes des Stolo eigentlich nur an dem Gefäßbündel erkenntlich (vergl. die Figuren 9 und 10 auf Tafel III). Infolge ungleicher Streckung der zentralen und peripheren Gewebe des Ausläufers nimmt das Wurzelgefäßbündel durch die Rinde des Stolo hindurch späterhin einen mehr oder weniger schiefen Verlauf (Figur 9, Tafel III); mitunter konnte ich in älteren Partien der Ausläufer den Wurzelstrang in einer Länge

von beiläufig $^1/_2$ cm nach Art eines Blattspurstranges nahezu parallel mit dem Zentralzylinder der Achse verlaufend beobachten.

Über die Verzweigung der blattlosen Ausläufer lesen wir bei Velenovský[1]): „Die Rhizome[2]) von Nephrolepis verzweigen sich reichlich, aber in dieser Verzweigung kann man kein System entdecken, weder was den Ort, noch auch was die Zeit anbelangt. Die Seitenzweige entstehen exogen, wo und wann immer, häufig nebeneinander, manchmal wieder ganz neue und junge Zweige an dem alten Rhizomteil unter alten, schon entwickelten Zweigen. Es hat den Anschein, daß jedes Bruchstück die Fähigkeit besitzt, zu einem Seitenzweige aufzuwachsen, welcher sich eventuell in eine beblätterte Achse zu verwandeln vermag, und daß auf diese vegetative Weise die Vermehrung am Standorte hauptsächlich erfolgt".

Diese Angabe könnte, obwohl sie den Tatsachen in vielen Punkten entspricht, dennoch leicht eine falsche Vorstellung über die Anlage der Seitenzweige bei Nephrolepis wecken. Wenn Velenovský schreibt, die Seitenzweige entstünden wo und wann immer, junge, ganz neue Seitenzweige sproßten unter alten, schon entwickelten Zweigen hervor, jedes Bruchstück des Ausläufers oder der Achse besäße die Fähigkeit zur Seitenverzweigung, so wird man wohl sofort auf den Gedanken gelenkt, daß diese Seitenorgane adventive Bildungen der Achse sein müssen. Dem ist aber nicht so. Alle Seitenzweige entstehen wie die Wurzeln am Vegetationspunkte und zwar in der von Lachmann[3]) angegebenen Weise: Eine Zelle der äußersten Initialschichte (*r* in Fig. 3, Taf. IV) wird zunächst größer als die umgebenden Zellen und erhält durch stärkeres Flächenwachstum und Hervorwölbung der Außenmembran die Gestalt eines mit der kleineren Basis nach innen schauenden Pyramidenstutzes. Durch entsprechend schiefe Zellwände bildet sich sehr bald aus dieser Zelle die dreiseitige Scheitelzelle des Seitenzweiges. Diese Scheitelzelle setzt aber nur in den seltensten Fällen gleich nach ihrer Bildung mit einer lebhaften Tätigkeit ein. Geschieht dies, dann kann man sehr bald an der Spitze des Ausläufers eine kleine Gabel beobachten, wie Figur 1 auf Tafel IV zeigt. Die beiden Vegetationspunkte können von jetzt ab gleichmäßig fortarbeiten, und die Folge davon ist die dichotome Verzweigung der Nephrolepisausläufer, die schon Lachmann[4])

---

1) Vergleichende Morphologie der Pflanzen, I, pag. 233.
2) Diesen Ausdruck benützt Velenovský oft auch für die blattlosen Ausläufer.
3) Contribution à l'hist. natur. de la racine des Fougères, pag. 155.
4) A. a. O. pag. 150.

erwähnt, und die auf beiden Zeichnungen Velenovskýs[1]) zu beobachten ist. Die meisten am Vegetationspunkte seitlich auftretenden Scheitelzellen teilen jedoch das eben erwähnte Schicksal nicht. Ihre Tätigkeit beschränkt sich zunächst bloß auf die Herstellung von einigen wenigen Segmenten, um die Scheitelzelle im Niveau der Ausläuferperipherie zu erhalten. Die innere Ausgestaltung der gebildeten Segmente hält indes mit der Gewebedifferenzierung in der Hauptachse gleichen Schritt. Das kurze Gefäßbündel des Seitenorgans ist stets ebensoweit differenziert wie der Zentralzylinder der Mutterachse an der Stelle der betreffenden Abzweigung. Erst in der Folge richtet sich dann die Entwicklung der angelegten Seitenzweige nach dem jeweiligen Bedürfnisse der Pflanze. Einzelne wachsen, wie wir im vorhergehenden Abschnitte gesehen, in den Boden, um Wurzeln zu bilden, andere sistieren ihr Längenwachstum sehr bald, so daß sie wie kleine Höcker oder Organstummel an der Peripherie der Ausläufer bemerkbar werden, wieder andere können zu den bekannten Knollen werden, andere endlich beginnen bald früher bald später mit der Blattbildung und werden demnach zu Tochterpflanzen. Doch selbst in ganz alten Stücken von Stolonen findet man noch vollkommen ruhende Seitenknospen. Bei Untersuchung derartiger Stücke mit freiem Auge oder besser mit einer Lupe gewahrt man kleine mit Spreuschuppen dichter bewachsene Punkte. Ein Schnitt, in der Region eines solchen Punktes der Längsachse nach durch das Objekt geführt, zeigt bei mikroskopischer Betrachtung das in Figur 2, Tafel IV skizzierte Bild. Wir sehen im Grunde eines von Spreuschuppen dicht umgebenen und geschützten Grübchens die ruhende Seitenknospe (*sv*). Das Gewebe in der Umgebung des Knospenstranges ist mit Stärkekörnern dicht gefüllt, so daß bei Beginn der Wachstumstätigkeit einer solchen Knospe genügend Baumaterial für die erste Entwicklung vorhanden ist. In der Tat hat demnach so manches alte Stück eines Stolo die Fähigkeit, Seitenzweige zu bilden, aber nur dann, wenn sich an diesem Stücke schlafende Knospen befinden, die schon am Vegetationspunkte seinerzeit angelegt worden waren [2]).

Ebenso finden sich, nachdem die Ausläuferspitze begonnen hat, Blätter zu erzeugen, der Ausläufer mithin zu der normalen Hauptachse

---

1) Poznámky ku morfologii rhizomů kapradin, T. V, Fig. 7; Vergleichende Morphologie, pag. 232.

2) Das Vorhandensein derartiger Knospen an der Achse von Farnpflanzen ist bekannt. Schon L. Klein (Vergleichende Untersuchungen über Organbildung und Wachstum am Vegetationspunkt dorsiventraler Farne. Botan. Ztg. 1884, 42. Jahrg., pag. 583) stellt „mikroskopische Seitensprosse“ am Rhizome von Polypodiumarten fest.

eines neuen Individuums geworden ist, am Rhizome zwischen den Blättern derartige schon am Vegetationspunkte angelegte ruhende Knospen. Diese treiben erst dann aus, wenn die neu angelegte Tochterpflanze genügend erstarkt ist. Auf welche Weise ein beschleunigteres Hervorsprossen dieser Seitenanlagen angeregt werden kann, wurde im früheren Abschnitte auf Pag. 456 mitgeteilt. Figur 8 auf Tafel III ist ein Längsschnitt durch eine junge, an der Spitze eines Ausläufers angelegte Tochterpflanze. Wir sehen, wie der nahezu gleichzeitig mit dem ersten Wedel (w_1)[1] angelegte, diesem Wedel gerade gegenüberliegende Seitenstolo (*st*) noch nicht über das Niveau der Mutterachse hervorragt, also äußerlich kaum bemerkbar sein kann.

Die anatomischen Verhältnisse

der Ausläufer von Nephrolepis sind ebenfalls schon von Lachmann[2]) besprochen worden; nur einige Ergänzungen hiezu mögen folgen.

Nach Lachmann unterscheiden sich die Luftstolonen von den in den Boden eindringenden Ausläufern durch die Ausbildung des zentral gelegenen, 3—8 Protoxylemgruppen aufweisenden, gewöhnlich von einer zwei- bis dreischichtigen Parenchymscheide und einer äußerst schmalzelligen Endodermis umgebenen Gefäßbündels. In dem Gefäßbündel der Luftstolonen sei, sagt Lachmann[3]), weder Leptom noch Hadrom so reich entwickelt wie im Bündel der Bodenstolonen; insbesondere fehlen im Xylem der Luftstolonen die großlumigen zentralen Tracheiden, das „Metaxylem". Der Autor erklärt die reichere Ausbildung der leitenden Elemente in den Bodenstolonen durch die kräftigere Inanspruchnahme derselben für die Stoffleitung. Auf Grund meiner Untersuchungen kann ich jedoch mitteilen, daß dieser Unterschied in der Ausbildung des Gefäßbündels der Luft- und Bodenstolonen nicht besteht. Die Abbildung, welche Lachmann[4]) von dem Bündelquerschnitte eines Luftstolo gibt, entspricht nicht dem Zustande der vollendeten Differenzierung; hätte Lachmann den Querschnitt durch ein älteres Ausläuferstück geführt, so hätte er daselbst die weitlumigen, zentral gelegenen Tracheiden des Metaxylems geradeso entwickelt gefunden wie im Querschnitte durch den Bodenstolo. Die Gewebedifferenzierung erreicht eben bei den oft außerordentlich rasch weiterwachsenden horizontalen Ausläufern viel später ihre Vollendung als bei den stets viel langsamer wachsenden

1) Zur leichteren Schnittführung wurde der Wedel zuvor abgetragen.
2) Contrib. à l'hist. natur. de la racine des Fougères, pag. 152 ff.
3) A. a. O. pag. 154 u. 155.
4) A. a. O. pag. 154, Fig. 21.

Bodenstolonen, so daß in gleicher Entfernung vom Vegetationspunkte niemals bei diesen und jenen ein gleiches Stadium im Prozesse der inneren Ausgestaltung angetroffen werden kann.

Das zentrale Gefäßbündel wird von einer aus bis zu 18 Zellschichten bestehenden Rinde, deren Bau Lachmann[1]) nur unvollständig bespricht, und einer einschichtigen Epidermis umgeben. Die Zellen der Rinde und Epidermis enthalten in den jungen Partien des Organs reichlich Chlorophyllkörner, zwischen den langgestreckten Zellen führen lufterfüllte Interzellularräume. In älteren Partien werden die Membranen der Rindenzellen dicker und braun, und in der Folge sterben die Zellen ab. Der grüne Teil eines an der Erdoberfläche wachsenden Ausläufers kann eine Länge von einigen Dezimetern erreichen, der Spitzenteil mit ungebräunter Rinde eines ausgewachsenen Bodenstolo erreicht mitunter kaum 1 cm Länge. Sowohl in der Epidermis des Luftstolo als auch des Bodenstolo werden sehr nah am Vegetationspunkte in großer Zahl Spaltöffnungen ausgebildet. Am Luftstolo bleiben dieselben im Bereiche des ganzen grünen Teiles desselben funktionstüchtig, am Bodenstolo sterben die Schließzellen wie die ganze Rinde bald ab. Die abgestorbenen Spreuschuppen werden von dem durch das Erdreich wachsenden Stolo abgestreift, so daß er sich äußerlich nur durch seinen größeren Querdurchmesser von einer Wurzel unterscheidet.

Die eigentümliche, metalldrahtartige Konsistenz, die geißelartige Elastizität[2]) erhalten die Stolonen durch die Ausbildung eines geschlossenen subepidermalen Hohlzylinders, welcher aus 6—7 Zellschichten mit verholzten Membranen besteht. In Figur 11 auf Tafel III ist dieser periphere Holzring (*h*) daran erkenntlich, daß in seinem Bereiche nur wenige kleine Zelllumina sichtbar sind. Die Verdickung und Verholzung der peripheren Rindenzellen erfolgt sehr bald. Der Nachweis der Verholzung, die sich auf die Zellwände der Epidermis nicht erstreckt, ist an grünen Ausläuferteilen leicht auszuführen, obwohl die Membranen hier noch nicht jenen Grad der Verholzung erreicht haben wie in den älteren, braunen Ausläuferteilen. In letzteren können ohne Vorbehandlung der Schnitte infolge der intensiven Braunfärbung sämtlicher Rindenmembranen die usuellen Holzreaktionen unmöglich ausgeführt werden. Behandelt man jedoch Schnitte durch gebräunte Organteile einige wenige Minuten mit Javellescher Lauge, bis die braune Farbe vollkommen verschwunden ist, so sind die Holzreaktionen mit Phloroglucin-Salzsäure und mit schwefel-

---

1) A. a. O. pag. 152.

2) Organe flagelliforme bei Lachmann (Recherches sur la morphol. et l'anatom. des Fougères).

saurem Anilin nach gründlicher Waschung der Schnitte im fließenden Wasser leicht zu erhalten[1]). Die verschiedene Beschaffenheit der Membranen im peripheren Ringe und der Zellwände der zentral gelegenen Rindenzellen, die bei Beobachtung eines frischen Schnittes infolge gleichmäßiger Braunfärbung nicht bemerkbar wird, tritt überdies auch bei Behandlung frischer Schnitte mit konzentrierter Schwefelsäure klar zutage. Nach Walter[2]) ist der braune in gewissen Farnmembranen abgelagerte Stoff[3]) die Ursache der großen Resistenz dieser gebräunten Membranen gegen Reagentien. Tatsächlich bleibt die braune Stolorinde, in konzentrierter Schwefelsäure unter Deckglas eingeschlossen, beliebig lange vollkommen intakt. Während aber die Wände der zentral gelegenen Rindenzellen auch in Schwefelsäure zunächst braun bleiben, nimmt man in den Membranen des peripheren Ringes genau so wie in den Wandungen der Tracheiden sehr bald Anzeichen der Verkohlung wahr; es hebt sich zu diesem Zeitpunkte von den übrigen braunen Rindenzellen der geschwärzte Holzring sehr schön ab.

Von der Verholzung und in älteren Teilen eine Zeit lang auch von der Bräunung bleiben die Wände der die Schließzellen und die mitunter ziemlich große Atemhöhle umgebenden Zellen verschont. Es sind demnach diese Stellen kleine Lücken in dem sonst vollkommen geschlossenen Hohlzylinder, durch welche der Gasaustausch unbeeinträchtigt erfolgen kann. Figur 7, Tafel IV stellt einen Teil des in der Region einer Spaltöffnung geführten Querschnittes dar; die eben geschilderten Verhältnisse sind leicht erkenntlich. Schon bei Beobachtung mit freiem Auge werden an alten, gebräunten Ausläuferpartien helle, linsenförmige Punkte etwa so wie Lentizellen auf der Rinde unserer Holzgewächse bemerkbar. Es sind dies die eben besprochenen Stellen, wovon Figur 6 auf Tafel IV eine vergrößerte Darstellung in Aufsicht wiedergibt.

Die Entfärbung gebräunter Schnitte durch Behandlung mit Javellescher Lauge gestattet überdies noch festzustellen, welche Membranen der Rinde der Verkorkung anheimgefallen sind. Die große Resistenz der gesamten Rinde gegen konzentrierte Schwefelsäure, die, wie wir

---

1) Nachdem ich die Reaktionen selbständig ausgeführt hatte, fand ich dieselben in einer Arbeit Poiraults (Recherches anatomiques sur les cryptogames vasculaires, Ann. d. scienc. nat. Botanique 1889, VII. sér., T. XVIII), auf pag. 127 bereits angegeben. Zur Vorsicht wurden stets Parallelreaktionen mit weichen Holzschnitzeln, auf welche die Lauge ebensolange eingewirkt hatte, ausgeführt.

2) Über die braunwandigen sklerotischen Gewebeelemente der Farne (Bibl. botanica, Bd. XVIII, Kassel 1890).

3) Nach Walter handelt es sich um Phlobaphene, Gerbsäurederivate.

jetzt wissen, allerdings durch den braunen Farbstoff verursacht ist, konnte indes in Verbindung mit der Tatsache, daß die Rindenzellen in der Folge absterben, leicht die Vermutung wecken, daß die gesamte Rinde mit Ausschluß des peripheren Holzkörpers verkorkt. Ich machte daher mit durch Eau de Javelle entfärbten Stoloschnitten und mit Schnitten durch gewöhnlichen Flaschenkork, die ebensolange der Einwirkung der Lauge ausgesetzt waren, zwei Parallelreaktionen. Chlorzinkjod färbte die Membranen des Flaschenkorkes gelb, die Membranen der Stolorinde zeigten hingegen bis auf den Holzring, welcher sich gelb färbte, und auf die außerordentlich verdickten Membranen der zwei innersten Zellschichten, die sich ebenfalls gelb färbten, die bekannte gewöhnliche Zellulosereaktion. In konzentrierter Chromsäure[1]) blieben die Flaschenkorkschnitte nach 24stündiger Behandlung vollkommen unversehrt, von den Stoloschnitten war in dieser Zeit alles, bis auf die zwei innersten Zellschichten der Rinde zerstört oder doch wenigstens angegriffen. Demnach scheint es wohl sehr wahrscheinlich, daß nur die stark verdickten Membranen der zwei innersten Schichten des Rindengewebes verkorken. Dieser das zentrale Gefäßbündel umgebende Korkring (*k*) ist ebenfalls auf Figur 11, Tafel III erkenntlich.

Überschauen wir den anatomischen Bau des Ausläufers in seiner Gesamtheit, so können wir seinen grünen Teilen mit ihrer chlorophyllführenden, aus bis zu 18 konzentrischen Zellschichten aufgebauten Rinde, die von ziemlich weiten, lufterfüllten, mit den Atemhöhlen der verhältnismäßig zahlreichen Spaltöffnungen kommunizierenden Interzellularräumen durchzogen ist, eine für das Leben des gesamten Stockes jedenfalls in Rechnung zu ziehende assimilatorische Tätigkeit nicht absprechen. Gleichzeitig wird das Organ durch die Ausbildung des peripheren, geschlossenen, aus Zellen mit verholzten Membranen aufgebauten Hohlzylinders befähigt, jedem lateral wirkenden Drucke standzuhalten, was besonders jenen Ausläufern zugute kommt, die zunächst positiv geotropisch in das Erdreich versenkt werden, um sich dann mitunter nach den verschiedensten Richtungen durch den Boden hindurchzubohren und aufs neue ans Tageslicht zu gelangen. Die durch Konzentrierung der leitenden Elemente in die Mitte des Organs hergestellte Zugfestigkeit befähigt die Bodenstolonen zu genügend fester Verankerung der Pflanzen

---

1) Konzentrierte Chromsäure löst nach Zimmermann (Die botan. Mikrotechnik, pag. 148) die verkorkten Membranen entweder gar nicht oder erst nach tagelanger Einwirkung, während, abgesehen von der Pilzzellulose, alle anderen Zellulosemodifikationen von dieser Säure schon nach kurzer Zeit aufgelöst werden.

im Erdreiche. Infolge ihrer peitschenartigen Elastizität können die an der Luft wachsenden Organe, durch Verbiegung aus ihrer Lage gebracht, leicht in dieselbe zurückkehren. In den älteren Partien stellt endlich die Gesamtheit der Luft- und Bodenstolonen eines Stockes ein durch den Holzmantel gegen Quetschungen und durch den Korkmantel gegen allzustarken Feuchtigkeitsverlust wohl geschütztes Kanalsystem zur Leitung von Wasser und Baustoffen dar. Wir finden demnach im anatomischen Baue Einrichtungen, die den verschiedenen Anforderungen, welche die Pflanze an diese Organe stellt, in bester Weise entsprechen. Daß bei derartiger Ausgestaltung der Gewebe von adventiven Bildungen an den Ausläufern von Nephrolepis nicht leicht die Rede sein kann, ist einleuchtend, und es wird die rege, organbildende Tätigkeit der Vegetationsspitze umso verständlicher.

Durch den Vergleich der Figuren 11 und 12 auf Tafel III, welche beide den Querschnitt durch ältere, gebräunte Stücke von Ausläufern (Fig. 11 meiner Versuchspflanze, Fig. 12 einer aus Messina bezogenen N. cordifolia entstammend) bei derselben Vergrößernng darstellen, soll ersichtlich gemacht werden, daß der Querdurchmesser dieser Organe ein verschiedener sein kann, was jedoch nicht auf Verschiedenheit in der Anzahl der einzelnen Zellen, sondern auf Verschiedenheit in der Größe der Gewebselemente zurückzuführen ist. Endlich soll nicht unerwähnt bleiben, daß der Querdurchmesser der älteren Ausläuferstücke mit abgestorbener Rinde stets etwas kleiner ist, als der Durchmesser der jungen grünen Teile mit safterfüllter Rinde.

Zusammenfassung.

1. Schickt sich ein Ausläufer einer auf dem Erdboden wachsenden Pflanze von Nephrolepis an, Blätter zu bilden, mithin zu der normalen Achse einer Tochterpflanze zu werden, so erzeugt der Vegetationspunkt des Ausläufers vor der Anlage des ersten Wedels rasch nacheinander vier bis sechs Seitenstolonen.

2. Die vor dem ersten Wedel angelegten Seitenstolonen wachsen positiv geotropisch in das Erdreich, erzeugen reichlich Wurzeln und sorgen auf diese Weise für die Befestigung der jungen Pflanze und für die Ausnützung der in der Umgebung des neuen Individuums sich ausbreitenden Erdscholle.

3. Erst nachdem die junge Pflanze durch die Tätigkeit der Bodenstolonen genügend gekräftigt ist, wachsen die zwischen den Wedeln angelegten Seitenstolonen hervor, um zumeist in horizontaler Richtung als Luftstolonen am Boden fortzukriechen und für die vegetative Vermehrung zu sorgen.

4. Die Bodenstolonen sistieren nach Erreichung einer bestimmten Länge ihr Wachstum. Unter Umständen erfolgt diese Sistierung nicht, und es kann eine Umstimmung der ursprünglich positiv geotropischen Organe eintreten; scheinbar regellos krümmen sie sich dahin und dorthin und können endlich ans Tageslicht zurückgelangen, um als horizontale Ausläufer weiterzuwachsen.

5. Es gelingt, diese Umstimmung hervorzurufen, wenn der horizontale, die Tochterpflanzen tragende Ausläufer dekapitiert wird. Die Bodenstolonen der in der Nähe der Dekapitationsstelle befindlichen Tochterpflanze verlassen in diesem Falle ihre eingeschlagene Richtung und gelangen durch Wachstumskrümmungen immer mehr in eine horizontale Lage, in welcher sie als Luftstolonen weiterwachsen. Es werden demnach die zur Befestigung und Ernährung der Tochterpflanze dienenden Organe in den Dienst des Gesamtstockes gestellt.

6. Will man mit Velenovský die blattlosen Stolonen von Nephrolepis als Organe sui generis auffassen, so entspricht für die zuerst angelegten, die Bewurzelung der jungen Pflanzen besorgenden, in das Erdreich eindringenden Ausläufer der vom genannten Autor für die Nephrolepisstolonen eingeführte Name „Achsenträger“ nicht; es wären vielmehr unter der angeführten Voraussetzung die Bodenstolonen als „Wurzelträger“ zu bezeichnen.

7. Die Anlage sämtlicher Stolonen, mögen dieselben von der beblätterten Achse oder vom blattlosen Ausläufer erzeugt werden, erfolgt am Vegetationspunkte. Die wenigsten derselben setzen sofort mit einem intensiven Wachstume ein, es richtet sich vielmehr ihre weitere Entwicklung nach dem jeweiligen Bedürfnisse der Pflanze. Oft wachsen die am Vegetationspunkte angelegten Seitenzweige erst aus ganz alten Teilen der Achse oder eines Ausläufers hervor.

8. Auch die Wurzeln werden sämtlich am Vegetationspunkte angelegt und entwickeln sich, wie Lachmann gefunden, aus einer Zelle jener Initialschicht, aus welcher sich in der Folge Parenchymscheide und Endodermis des zentralen Gefäßbündels differenzieren. Die ersten Kalotten für die Wurzelhaube werden jedoch nicht, wie Lachmann mitteilt, von der Wurzelmutterzelle, sondern von Initialzellen des Rindengewebes und der Epidermis abgeschnitten.

9. Das Rindengewebe ist bei Luftstolonen oft noch in einer Entfernung von einigen Dezimetern von der Spitze lebend, bei ausgewachsenen Bodenstolonen erreicht der Teil mit lebender Rinde mitunter nur die Länge von 1 cm. Im übrigen ist der anatomische Bau der Luft- und Bodenstolonen vollkommen gleich. Da die lebende Rinde der Luft-

stolonen reichlich Chlorophyll führt und von Interzellularräumen, die mit den gut entwickelten Atemhöhlen der zahlreichen Spaltöffnungen kommunizieren, durchzogen ist, kommt die assimilatorische Leistung derselben für das Leben des Organismus jedenfalls in Betracht.

10. Die peitschenartige Elastizität und die drahtartige Beschaffenheit der Ausläufer wird durch die Ausbildung eines subepidermalen, geschlossenen, aus 6—7 Zellschichten mit verholzten Membranen bestehenden Hohlzylinders, in welchem unter den Spaltöffnungen für einen leichteren Gasaustausch Lücken freigelassen sind, hergestellt.

11. Die Gesamtheit der ausgewachsenen Boden- und Luftstolonen ist ein durch den peripheren Holzmantel gegen jede Quetschung und durch die zwei innersten verkorkten Zellschichten der Rinde gegen Feuchtigkeitsverlust geschütztes, die einzelnen Individuen miteinander und den ganzen Stock mit dem nahrungspendenden Boden verbindendes Kanalsystem.

Es wäre zum Schlusse noch die Frage aufzuwerfen, ob wirklich eine Notwendigkeit vorliegt, den blattlosen Ausläufern von Nephrolepis mit Velenovský in morphologischer Beziehung dieselbe Bedeutung zuzusprechen wie den Wurzelträgern der Selaginellen.

Nach Bruchmann[1]) sind die Wurzelträger der Selaginellen nicht den Sprossen ihrer Pflanzen gleich, „sie sind aber umgestaltete metamorphosierte Sprosse, die nach Maßgabe ihrer Aufgabe modifiziert erscheinen". Goebels[2]) Auffassung der Wurzelträger schließt sich an die Bruchmanns an; es hat jedoch diese Auffassung nicht den Sinn, als würden die Wurzelträger phylogenetisch als blattlos gewordene Sprosse angesehen. Sie besagt vielmehr, daß die Wurzelträger Organe sind, die zwischen Wurzel und Sproß stehen, in ihrer inneren Beschaffenheit jedoch den Sprossen näher liegen als den Wurzeln.

Es ist nun, wie ich glaube, nach dem bisherigen Tatsachenmaterial kein ausreichender Grund vorhanden, auch die Ausläufer von Nephrolepis in diese Organgruppe einzureihen. Sproßartige Anlage verbunden mit Blattlosigkeit ist in der Tat sowohl den Wurzelträgern als auch den Ausläufern gemeinsam, ja es sind die in das Erdreich wachsenden Stolonen von Nephrolepis, wie ich gezeigt habe, ihrer Funktion nach

---

1) Vergl. Bruchmanns vorletzte Publikation: Von den Wurzelträgern der Selaginella Kraussiana A. Br. (Flora, Bd. XCV, Ergänzungsband zu 1905, pag. 165).

2) Goebel, Die Knollen der Dioscoreen und die Wurzelträger der Selaginellen, Organe, welche zwischen Wurzeln und Sprossen stehen (Flora, Bd. XCV, Ergänzungsband zu 1905, pag. 209).

sogar tatsächlich „Wurzelträger". Während aber die Selaginellen, obwohl denselben nachgewiesenermaßen die Fähigkeit zukommt, ihre Wurzelträger in beblätterte Achsen umzuwandeln, diese Umwandlung nur in seltenen Fällen, unter ganz besonderen Umständen und niemals regelmäßig an jeder Pflanze vollziehen, treffen wir an jedem Nephrolepisindividuum der untersuchten Typen Ausläufer, deren Spitzen zur Blattbildung geschritten sind. Es ist also diese Erscheinung bei Nephrolepis eine allgemeine und regelmäßig auftretende. Mich dünkt, so ganz dieselbe Bedeutung für die morphologische Taxierung kann man der Beblätterung des Ausläufers und der Blattbildung des Wurzelträgers nicht beimessen. Wenn aber Velenovský das blattfreie Stück des Ausläufers anders morphologisch deutet als das beblätterte, das blattfreie Stück als den Träger des beblätterten Abschnittes, der Achse, bezeichnet, so scheint mir etwas auseinandergerissen, was doch eigentlich eine Einheit darstellt.

Die Tatsache, daß an jedem Individuum regelmäßig Ausläuferspitzen mit der Btattbildung einsetzen, und daß auch umgekehrt ein Blattsegmente bildender Scheitel diese Tätigkeit unter Umständen wieder sistiert und in der Folge, wie Lachmann[1]) hervorgehoben hat, eine Strecke weit als Scheitel eines blattlosen Stolo wächst, um dann neuerdings an günstigerer Stelle eine beblätterte Achse zu inaugurieren, läßt es mir unter Mitberücksichtigung der entwicklungsgeschichtlichen Momente und der Verzweigung geraten erscheinen, bei der alten Auffassung zu bleiben, nach welcher die Stolonen von Nephrolepis als Sprosse anzusehen sind, die sich im Laufe der Entwicklung den verschiedenen Funktionen (vegetative Verbreitung der Art, Befestigung der jungen Individuen im Boden, Wurzelbildung, Wasser- und Zuckerspeicherung) entsprechend modifiziert haben.

Innsbruck, botanisches Institut der Universität,
in den Ostertagen 1906.

---

1) Recherches sur la morph. et l'anatom. des Fougères, Tome CI des Compt. rend., pag. 603 ff. und Contribution à l'hist. natur. de la racine des Fougères, pag. 149—150.

Tafel-Erklärung.

Tafel III.

1. Stück eines horizontalen Ausläufers von Nephrolepis cordifolia (L.) Presl.[1]), welches die Tochterpflanzen pf_1 bis pf_6 und die in den Boden wachsenden Stolonen st_1 und st_2 trägt. Bei *d* wurde der Ausläufer, als er noch in Verbindung mit der Mutterpflanze gestanden, dekapitiert. Über den Zweck dieses Experimentes ist der Text zu vergleichen. ($^1/_5$ der nat. Größe.)

2. Junge Tochterpflanze, von Spreuschuppen dicht bedeckt. *hst* horizontaler Ausläufer der Mutterpflanze; *st* Seitenstolo, der zur beblätterten Achse wird; st_1, st_2 Stoloanlagen von *st*. (Etwas über natürl. Größe.)

3. Tochterpflanze auf gleicher Stufe der Entwicklung wie in Fig. 2, die Spreuschuppen entfernt. w_1 erstes Blatt; die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 2. (Etwas über natürl. Größe.)

4. Weiter entwickelte Tochterpflanze mit positiv geotropischen Bodenstolonen st_1 bis st_5; st_6 wächst horizontal; w_2 zweites Blatt; die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 2. (Natürl. Größe.)

5. Tochterpflanze mit Bodenstolonen (st_1 bis st_4), die am Ende des intensivsten Wachstums angelangt sind. *wu* aus der Hauptachse der Tochterpflanze gewachsene Wurzel; *sh* Seitenhöcker des Stolo st_1; die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 2. (Natürl. Größe.)

6. Spitze eines am Ende des Wachstums angelangten Bodenstolo (*v*) mit Wurzeln (*wu*). (Natürl. Größe.)

7. Die der Dekapitationsstelle (*d*) des horizontalen Ausläufers (*hst*) zunächst gelegene Tochterpflanze mit ihren Stolonen; st_1 bis st_4 vor dem ersten Blatte (w_1), st_5 bis st_7 nach diesem Blatte angelegte Stolonen. (Natürl. Größe.)

8. Längsschnitt durch die Spitze eines mit der Blattbildung beginnenden Seitenstolo. *v* Vegetationspunkt; w_1 erstes Blatt; *st* nahezu gleichzeitig mit w_1 angelegter Seitenstolo, dessen Scheitel sich noch nicht über die Oberfläche der Mutterachse erhoben hat. (10 mal vergr.)

9. Längsschnitt durch die Spitze eines Luftstolo. *v* Scheitel; *wu* Wurzel; *wg* deren Gefäßbündel. (34 mal vergr.)

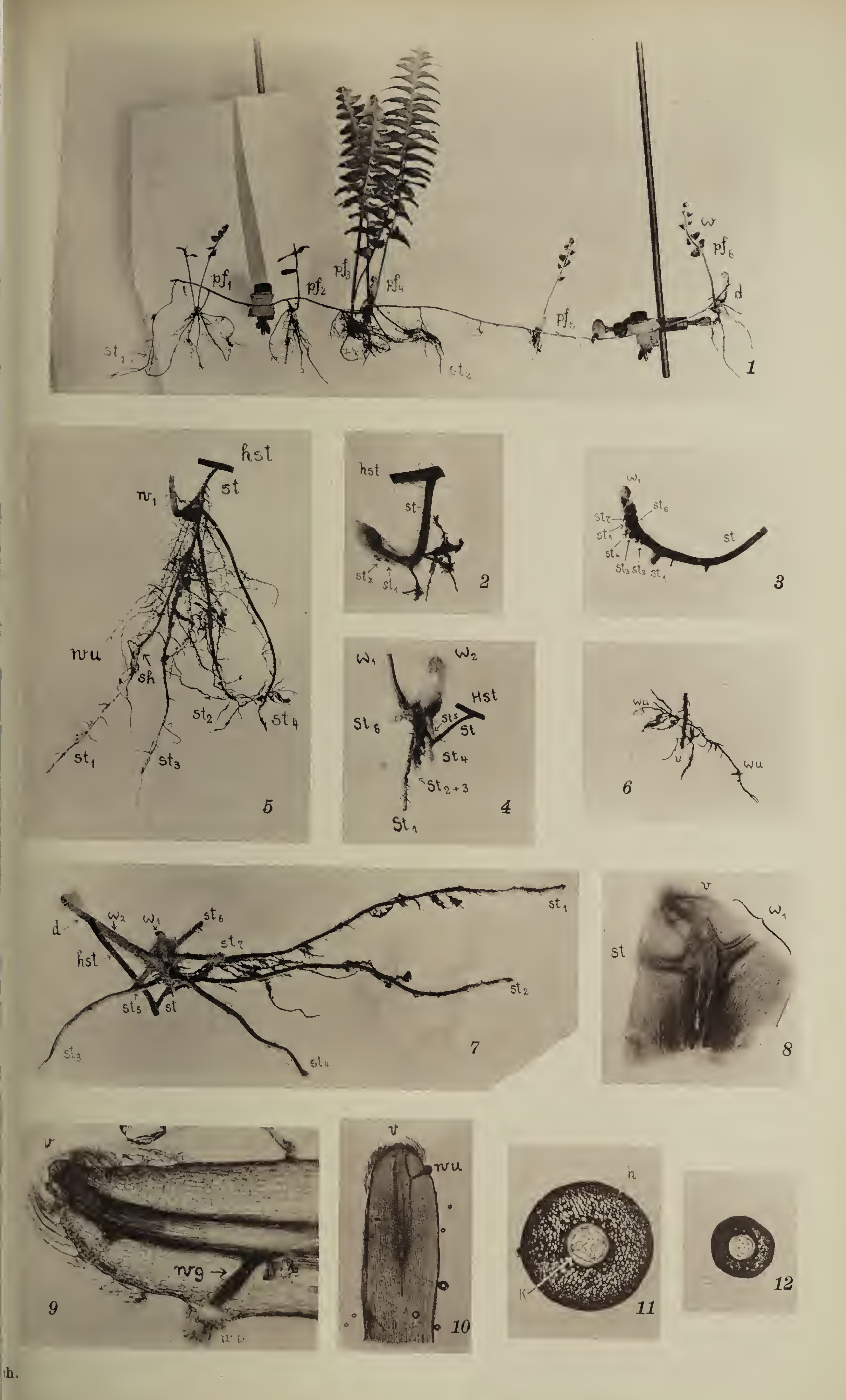
10. Längsschnitt durch die Spitze eines Bodenstolo. Bezeichnungen wie in Fig. 9. (10 mal vergr.)

11. und 12. Querschnitte durch alte Ausläuferpartien von zwei verschiedenen Pflanzen der N. cordifolia[2]). *h* subepidermaler Holzmantel; *k* zweischichtiger Korkmantel. (Beide Figuren 10 mal vergr.)

---

1) Das Exemplar hat an keinem Ausläufer die bekannten Knollen ausgebildet und dürfte eine besondere Form der N. cordifolia sein; vergl. die Fußnote auf pag. 453.

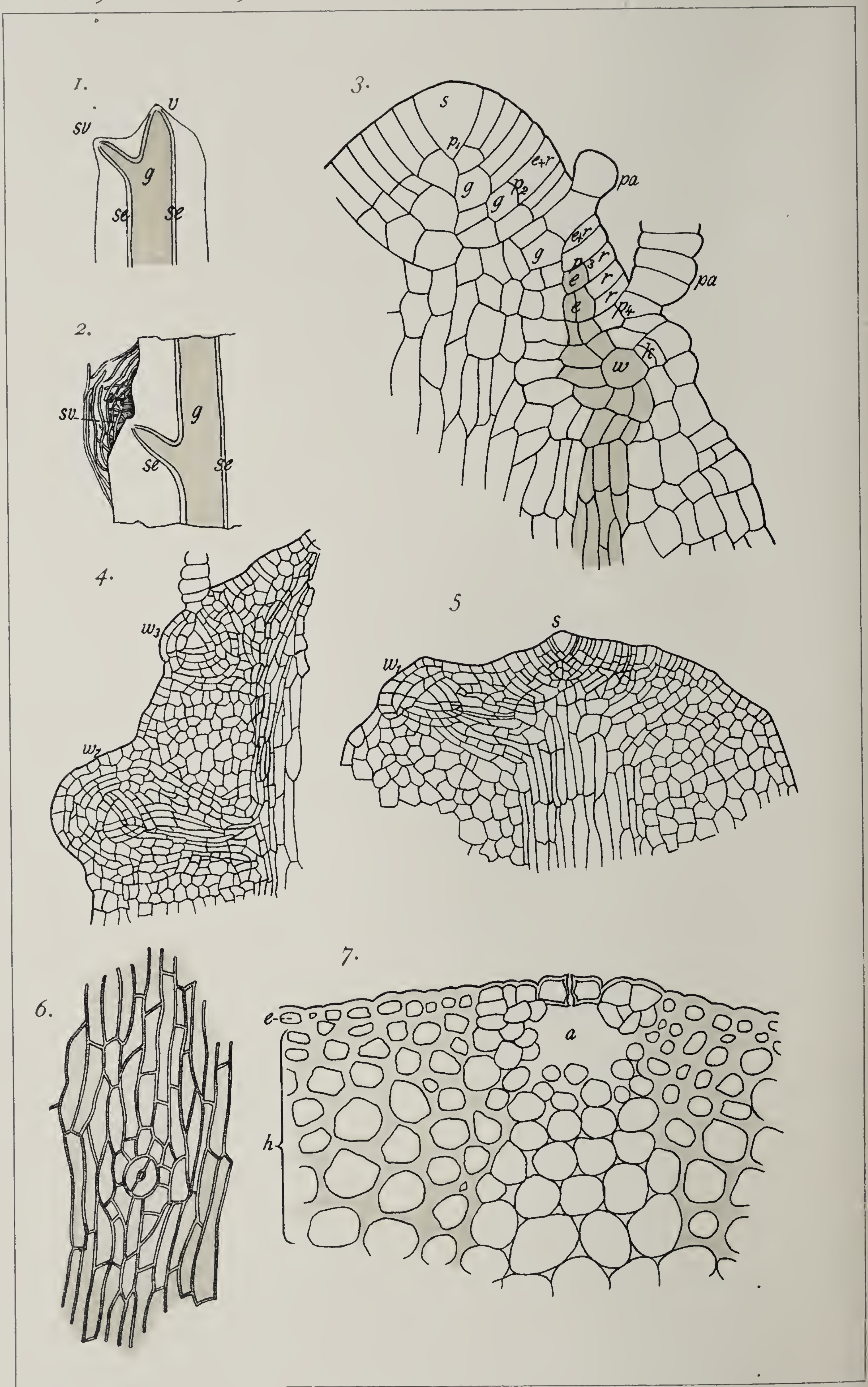
2) Fig. 11 stammt von meiner Versuchspflanze, Fig. 12 von einer aus Messina bezogenen, knollenbildenden Nephrolepis cordifolia.



h.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Reproduktion von J. B. Obernetter, München.



Sperlich del. Verlag von **Gustav Fischer**, Jena. P. Weise, Lith., Jena.

Tafel IV.

1. Schematischer Längsschnitt durch das gegabelte Ende eines Luftstolo. *v* Scheitel des Luftstolo; *sv* Scheitel der Seitenanlage; *g* Gefäßbündel; *se* Scheide und Endodermis. (12mal vergr.).

2. Schematischer Längsschnitt durch ein altes Ausläuferstück mit ruhender Knospe *sv*; die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 1. (12mal vergr.).

3. Vegetationsspitze mit Wurzelanlage eines Luftstolo. *s* Scheitelzelle; p_1 bis p_4 nach einander auftretende perikline Teilungswände; *g* Initialen für Bündelelemente; $e+r$ Initialen für Scheide, Endodermis und Rinde; *e* Initialen für Scheide und Endodermis; *r* Initialen für Rinde und Epidermis; *w* Wurzelinitiale; *k* Anlage der Wurzelhaube; *pa* Spreuschuppen. (187mal vergr.).

4. Längsschnitt durch ein unter der Spitze gelegenes Stück des Ausläufers mit vorgeschrittenen Wurzelbildungen (w_3 und w_7). (93mal vergr.).

5. Längsschnitt durch die Spitze eines am Ende des intensivsten Wachstums angelangten Bodenstolo. (93mal vergr.).

6. Vergrößerte Darstellung der an älteren Stolopartien erscheinenden hellen Punkte von lentizellenartiger Gestalt in Aufsicht. Im Bereiche der hellen Fläche sind die subepidermalen Zellen unverholzt. (93mal vergr.).

7. Querschnitt durch den Stolo im Bereiche einer Spaltöffnung, *e* Epidermis; *h* subepidermaler Holzring; *a* Atemhöhle; die darunterliegenden Zellen dünnwandig und unverholzt. (187mal vergr.).

Untersuchungen über den Einfluß der Salze auf die Wachstumsrichtung der Wurzeln, zunächst an der Erbsenwurzel.

Von **H. C. Schellenberg**, Zürich.

(Mit zwei Textfiguren).

Die Orientierungsbewegungen der Pflanzen werden durch verschiedene äußere Lebensbedingungen hervorgerufen. Licht, Schwerkraft, stoffliche Verschiedenheiten des Mediums, mechanische Einflüsse vermögen am Pflanzenkörper Wachstums- und Bewegungserscheinungen auszulösen, die für das Pflanzenleben zweckdienlich erscheinen. Wir bezeichnen diese Einflüsse als Reize und Aufgabe der Physiologie ist es, den kausalen Zusammenhang zwischen dem Reiz und der Orientierungsbewegung in dem komplizierten Lebensgetriebe nachzuweisen. Wenn auch in den letzten Jahrzehnten die Reizphysiologie von den Botanikern intensiv gepflegt wurde und sehr schöne Resultate zutage förderte, so stehen wir leider über den ursächlichen Zusammenhang von Reiz und Bewegung überall noch auf dem Gebiet der Hypothesen, von denen wir sagen können, daß sie mehr oder weniger den Tatsachen entsprechen werden. Jeder Beitrag, der neue Tatsachen liefert, ist ein wertvoller Baustein für den weiteren Ausbau der Reizphysiologie; aber auch jede Hypothese, die sich auf die Tatsachen stützt, ist beachtenswert, indem sie zu neuer Forschung Anregung gibt. So soll auch diese Arbeit in erster Linie Bausteine für die Erkenntnis des Reizvorganges, den die Salze ausüben, liefern und wenn ich mir erlaube, eine Hypothese über den Vorgang auszusprechen, so geschieht das nur in der Absicht, zu weiteren Untersuchungen anzuregen.

Ausgangspunkt für meine Untersuchungen waren die Erscheinungen des Galvanotropismus, der an der Phanerogamenwurzel zuerst von Elfving entdeckt wurde. Wenn eine wachsende Wurzel im Wasser zwischen zwei Elektroden gebracht wurde, so fand Elfving, daß die Wurzel in dem weiteren Wachstum nach dem positiven Pole abgelenkt wurde. Bei einigen Pflanzen, so bei Brassica, beobachtete aber Elfving Krümmung nach dem negativen Pole.

Müller-Hettlingen hat die Frage weiter untersucht und konnte die Elfvingschen Angaben bestätigen. Zugleich zeigte er aber, daß wenn der Versuch mit Brassica in anderer Weise angeordnet wird, dann auch diese Wurzel sich dem positiven Pole zuwendet. Ebenso gelang es Müller-Hettlingen bei einer Anzahl von Pflanzen, die sich nach dem positiven Pole wendeten, auch die Krümmung nach dem negativen Pole zu erzielen.

Brunchorst[1, 2]) hat dann besonders die Einwirkung verschiedener Stromstärken auf den Galvanotropismus genauer untersucht. Als Resultat findet er, daß die Krümmung der Wurzeln abhängig von der Stromstärke ist, indem bei schwächeren Strömen die Krümmung nach der negativen Elektrode, bei stärkeren Strömen nach der positiven Elektrode stattfindet. Die Grenze zwischen negativen und positiven Krümmungen liegt bei verschiedenen Pflanzen bei verschiedener Stromstärke. Brunchorst untersucht dann weiter die Frage nach der Funktion der Wurzelspitze in der galvanotropischen Ablenkung der Wurzel. Er findet, daß die Spitze allein die empfindliche Region bei der negativen Krümmung ist. Die positive Krümmung werde dagegen durch Schädigungen, die auf der ganzen Länge der Wurzel stattfinden, herbeigeführt. Sie stellt nach Brunchorsts Ansicht eine ganz andere Kategorie von Erscheinungen dar als die negative Krümmung und muß als eine durch die chemische Wirkung des Stromes verursachte Krankheits- und Absterbeerscheinung aufgefaßt werden.

In einer späteren Arbeit wendet sich Brunchorst gegen eine Auffassung von Rischavi, der im Stoffaustausch die Ursachen der galvanotropischen Krümmungen sucht und präzisiert seinen Standpunkt genauer.

Diese Versuche stellen ziemlich alles dar was auf dem Gebiete des Galvanotropismus der Wurzelspitzen geleistet worden ist. Die neueren Anschauungen über Dissoziation und die Leitung des elektrischen Stromes konnten noch nicht berücksichtigt werden. Zweifelsohne hätte die Dissoziationstheorie Anlaß zu anderer Fragestellung geben müssen.

Wenn nun der Galvanotropismus nicht weiter verfolgt wurde, so zeigen doch die Untersuchungen über den Chemotropismus mancherlei Angaben, die mit der elektrolytischen Dissoziation in Zusammenhang zu bringen sind. Die ersten Beobachtungen nach dieser Richtung stammen von Pfeffer. Er fand bei seinen Untersuchungen über den Chemotropismus der Farnspermatozoiden, daß Äpfelsäure in intensiver Weise den Reiz ausübt und ebenso die Salze der Äpfelsäure, während die Ester diese Wirkung nicht ausüben. Diese Tatsache weist wohl unzweideutig darauf hin, daß der Chemotropismus in irgend einer Be-

ziehung zur Dissoziation dieser Körper und damit zu den elektrischen Eigenschaften der Lösungen steht.

In einer weiteren Arbeit hat Buller, ein Schüler Pfeffers, auf dessen Anregung diesen Gegenstand weiter verfolgt. Er fand, daß die Objekte, welche einen ausgeprägten Chemotropismus für bestimmte Substanzen aufweisen, daneben in schwächerem Maße sich durch andere Salze verschiedener Stoffe auch chemotropisch reizen lassen. Dieser Befund weist wiederum darauf hin, daß die chemotropische Reizung in einer Eigenschaft zu suchen ist, die allgemein den Salzen zukommt und weniger von der Natur der Substanz abhängig ist. Auch in den Arbeiten von W. Rothert findet sich manche Angabe, die auf solche Verhältnisse hinweist.

Diese Beobachtungen veranlaßten mich, Reizversuche mit Salzen wieder aufzunehmen, nachdem durch Newcombe und Rhodes und Lilienfeld in einer vorläufigen Mitteilung darauf aufmerksam gemacht wurde, daß die Phanerogamenwurzel allgemein durch Salze gereizt werden kann. Seit dem Beginn meiner Arbeit ist die ausführliche Arbeit von Lilienfeld erschienen; ferner die ausgezeichnete Arbeit von Shibata über den Chemotropismus der Isoïtesspermatozoiden, weiterhin eine Arbeit von R. Sammet über Chemotropismen an Wurzeln, Sprossen und Pilzfäden und von B. Lidfors über Chemotropismus der Marchantiaspermatozoiden. Sie alle haben neues Material gebracht und gezeigt, daß die Wirkungen der Salze nicht von den osmotischen Leistungen abhängig sind, sondern auf den Erscheinungen der Dissoziation beruhen und als Leistungen der Ionen aufgefasst werden können.

Da Brunchorst den starken Strömen eine wachstumshemmende Wirkung zuschreibt, wollte ich diese Erscheinungen außer Betracht lassen und nur die Effekte der schwachen Ströme studieren, denn diese können ja allein bei der Erklärung chemotroper Erscheinungen in Frage kommen.

Ich habe denn auch mit dem gleichen Erfolg wie dieser Autor seine Versuche wiederholt.

Erbsen- und Bohnenkeimlinge, deren Wurzeln völlig gerade gewachsen waren und eine Länge von 5—8 cm erreicht hatten, wurden in einem kleinen Bassin, das mit Brunnenwasser gefüllt wurde, in lotrechter Richtung aufgehängt. Auf zwei gegenüberliegenden Seiten wurden Elektroden mit der Flüssigkeit in Verbindung gebracht und von einer Akkumulatorenbatterie der Strom durchgeleitet. Die Stromstärke der Batterie war 6 Volt, der durch das System hindurchtretende Strom 0,0001 Ampère. Bereits nach 12 Stunden waren die sämtlichen

Wurzelspitzen nach der Anode abgelenkt, die sich in den folgenden 12 Stunden noch weiter verstärkt hatte. Parallelversuche in Brunnenwasser, aber ohne Durchleitung eines Stromes zeigten, daß diese regelmäßige Ablenkung der Wurzeln unterblieb. Mit Erbsen und Bohnen war der gleiche Erfolg des Versuches zu verzeichnen.

In welcher Weise ist nun das Ergebnis dieses Versuches weiter zu verwerten?

Nach den Untersuchungen von van't Hoff wissen wir, daß chemisch reines Wasser zu den Nichtleitern für Elektrizität gehört. Das Wasser wird nur zum Leiter, wenn in demselben Salze oder Säuren gelöst sind. In unserem Falle müssen wir, weil Strom durch das Brunnenwasser durchgegangen ist, dieses Wasser als eine stark verdünnte Lösung von verschiedenen Salzen ansehen. Die Dissoziationstheorie von Arrhenius-van't Hoff sagt nun weiter, daßi n wässerigen Lösungen die Salze in ihre Ionen getrennt sind, und zwar wächst die Trennung in die Ionen mit dem Grade der Verdünnung. Wenn ein elektrischer Strom durch eine Lösung hindurch geleitet wird, so sind diese Ionen die Überträger der Elektrizität. Die Leitfähigkeit einer Lösung für den elektrischen Strom kann als die Summe der Leitfähigkeit der Ionen angesehen werden. Da aber diese Ionen selbst elektrisch geladene Teilchen sind, so wandern sie in den Lösungen, sobald ein Strom hindurchgeht, und zwar die positiv geladenen Teilchen an den negativen Pol und umgekehrt die negativ geladenen Teilchen an den positiven Pol.

Für die weitere Untersuchung gestaltet sich darum die Frage so: wie verhalten sich diese Wurzeln, wenn man an Stelle der unbestimmten Lösung des Brunnenwassers Lösungen von Salzen verwendet?

Da mit Brunnenwasser, das eine sehr stark verdünnte Lösung darstellt, positive Erfolge erzielt wurden, so verwendete ich für die weiteren Versuche ebenfalls stark verdünnte Salzlösungen, Konzentrationen, wie sie sich im Bodenwasser wohl finden dürften und von denen anzunehmen ist, daß sie keine schädigende Wirkung auf die Wurzeln ausüben. Giftige Stoffe waren von vornherein auszuschließen, indem solche Wirkungen nur die anderen Ergebnisse getrübt hätten.

Als Versuchspflanze wählte ich die Erbse (Viktoria-Erbsen) und führte mit dieser Versuchspflanze die weitaus meisten Versuche aus. Die Samen wurden in feuchten Sägespänen zur Keimung gebracht und zu den Versuchen verwendet. nachdem die Wurzel 3—4 cm Länge erreicht hatte. Die Versuchsanordnung ist aus der nachstehenden Figur ersichtlich (Fig. 1). Die Versuchspflanzen wurden in lotrechter Richtung aufgehängt, so daß die Wurzel einige Zentimeter in die Lösung

tauchte, die Kotyledonen aber oberhalb der Flüssigkeit sich befanden. In der Lösung selbst durfte durch den elektrischen Strom keine Zersetzung eintreten. Ich wählte deshalb folgende Elektrode. In einem kleinen Gefäß wurde der Draht in eine Lösung des gleichen Salzes gebracht, wenn auch in etwas stärkerer Konzentration. Mittelst Fließpapierbrücken, die mit der zu untersuchenden Lösung getränkt wurden, stellte ich die Verbindung her; dabei stellte ich das Niveau aller drei Gefäße auf die gleiche Höhe ein, damit ein Überfließen der Flüssigkeiten nicht eintrat. Die Zersetzung der Salze trat nun in den Nebengefäßen ein, während im Hauptgefäße diese während der Versuchsdauer völlig unterblieb und diese Lösung ihre Zusammensetzung nicht änderte. In dem Fließpapierbogen trat eine Bewegung von Salzteilchen so langsam ein, daß der Übertritt der Salze nach 12 Stunden nicht erfolgt war. (Mit farbigen Salzlösungen ist diese Tatsache leicht festzustellen.)

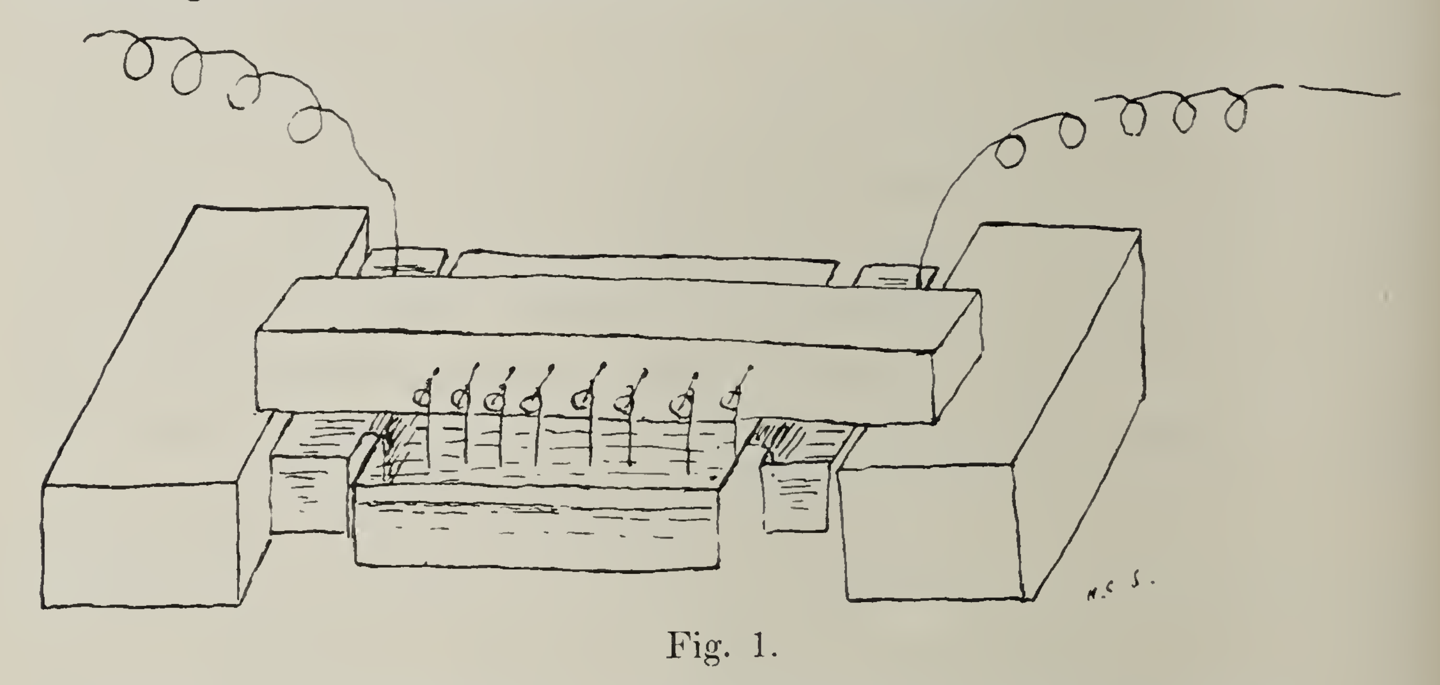


Fig. 1.

Die Versuchsdauer von 12 Stunden war völlig genügend, um recht deutliche Ausschläge in der Wachstumsrichtung der Wurzel zu erhalten. Der ganze Versuch wurde dunkel gehalten, um den Lichteinfluß abzuhalten. Nachdem meine Vorversuche dargetan hatten, daß bereits geringe Elektrizitätsmengen genügten, um die Ablenkung der Wurzeln herbeizuführen, verwendete ich für die meisten Versuche Akkumulatorenbatterien von 2 Volt, 4 Volt und 6 Volt. Der hindurchgetretene Strom war wegen der sehr großen Widerstände sehr gering und war in den meisten Fällen 0,0001—0,000001 Ampère[1]). Die Lösungen wurden in gleichmolekularer Konzentration gewählt unter der

1) Ein Stundenampère scheidet 1,184 g CuO ab. Meine Stromstärken sind deshalb etwa 100mal schwächer, als die von Brunchorst in seinen Versuchen angewendeten schwachen Ströme. Der schwächste von Brunchorst gemessene Strom ist 0,14 mg Cu pro Stunde, was 0,00011 Amp. entspricht.

Annahme, daß bei dieser Verdünnung die Dissoziation des Salzes vollständig ist, was auch der Wirklichkeit nach den Tabellen über elektrische Leitfähigkeit von Kohlrausch nahe kommen soll. Ich wählte als Vergleich eine Konzentration von Kochsalz, bei welcher auf 100 ccm Wasser 0,02 g Kochsalz kommen. Die Vorversuche hatten ergeben, daß bei dieser Konzentration die Wurzeln regelmäßig gegen die Anode, den Ort, wo sich das positive Metallteilchen abscheidet, hinwendet.

Das Ergebnis dieser Versuchsreihe findet sich in folgender Tabelle zusammengestellt:

Salz	Molekulargewicht	Konzentration. Auf 100 g Wasser sind Salz enthalten		Erfolg. Die Wurzeln wachsen zur		
		Gramm	Gramm-Molekul.	Anode	Kathode	indiff.
KCl	74,4	0,025	0,00034	10	—	—
KJ	173,8	0,056	0,00033	8	—	2
KNO_3	101	0,034	0,00033	8	—	2
K_2SO_4	173,8	0,039	0,00022	9	—	1
K_2HPO_4	152,2	0,035	0,00022	8	1	1
NaCl	58,5	0,020	0,00034	8	1	1
Na_2SO_4	174,2	0,039	0,00022	10	—	—
$NaNO_3$	85	0,029	0,00034	9	—	1
Na_3PO_4	164	0,028	0,00017	10	—	—
NH_4Cl	53,3	0,019	0,00034	2	6	2
NH_4NO_3	80	0.027	0,00033	6	2	2
$(NH_4)_2SO_4$	132	0,029	0,00022	7	1	2
$(NH_4)_2HPO_4$	132	0,029	0,00022	8	1	1
$MgCl_2$	95	0,021	0,00022	9	—	1
$MgSO_4$	120	0,041	0,00033	8	—	2
$Mg(NO_3)_2$	148	0,032	0,00022	9	—	—
$SrCl_2$	152,6	0,035	0,00022	9	—	1
$Sr(NO_3)_2$	211,5	0,048	0,00022	9	—	1
$Ca(NO_3)_2$	164	0,037	0,00022	10	—	—

Wenn man die Ammoniumsalze einstweilen außer der Betrachtung läßt, so zeigt sich, daß die Wurzel in allen andern Fällen auf die Seite der Metallabscheidung abgelenkt wird. Daraus könnte man, wie Müller-Hettlingen es aus seinen Versuchen getan hat, schließen, daß die Richtung des elektrischen Stromes maßgebend für die Ablenkung der Wachstumsrichtung der Wurzel gewesen ist. Es würde dann die Wurzel in der Stromrichtung abgelenkt. Allein die Tatsache, daß bei den Ammoniumsalzen eine Ablenkung in der entgegengesetzten Richtung eintritt, beweist, daß hier noch andere Verhältnisse im Spiel sein müssen. Aus den Beobachtungen über chemotropische Bewegungen ergibt sich ferner, daß nicht allein Bewegungen in der Richtung des Konzentrationsgefälles, sondern auch solche entgegen dieser Richtung vorkommen. Die chemotropische Bewegung ist unter Umständen in der Richtung umkehrbar. In unseren Versuchen müßte also die Wachstumsrichtung der Wurzel unter gewissen Bedingungen umkehrbar sein.

Die Versuche wurden nun bei gleicher Konzentration der Lösungen so angestellt, daß die Richtung des elektrischen Stromes gewechselt wurde. Alle diese Versuche zeigten, daß mit dem Wechsel der Stromrichtung auch die Wachstumsrichtung der Wurzel wechselte und zwar in dem Sinne, daß die Wurzel immer nach der Anode sich wendete. Auch bei den Ammoniumsalzen wurde mit dem Wechsel der Stromrichtung auch die Wachstumsrichtung der Wurzel geändert, so daß die Ablenkung der Wachstumsrichtung immer in gleicher Richtung zum Strom erfolgte. Also auch diese Versuche hätten nur ergeben, daß die Wachstumsrichtung der Wurzel abhängig von der Stromrichtung ist.

Da aber die chemotropischen Versuche ergeben hatten, daß die Konzentration der Lösungen maßgebend für die Richtung der chemotropischen Bewegung war, so war es selbstverständlich geboten, Versuche mit Lösungen verschiedener Konzentrationen auszuführen.

Schon die erste Versuchsserie zeigte, daß bei gleicher Stromrichtung und Stromintensität die Wachstumsrichtung der Wurzel abhängig von der Konzentration der Lösung ist.

Erbsen in Chlorkaliumlösungen.

Konzentration in 100 H_2O	Zahl der Versuchspflanzen	Bemerkungen
0,025 g	10	Alle Wurzeln nach der Anode gewendet.
0,035 g	10	do. do.
0,074 g	10	do. do.
0,123 g	10	6 Exemplare nach der Anode, 1 in der Nähe der Anode gelegenes Exemplar nach der Kathode gewendet, 2 gerade weiter gewachsen.
0,185 g	10	5 Fxemplare nach der Anode, 3 nach der Kathode, 2 indifferent.
0,243 g	10	5 Exemplare nach der Anode, 3 gerade gewachsen, 2 nach der Kathode.
0,352 g	10	7 Exemplare nach der Kathode, 1 nach der Anode gewendet, 2 gerade geblieben.
1.00 g	10	Alle Exemplare wendeten ihre Wurzeln nach der Kathode.

Mit der Steigerung der Konzentration fand eine Umwendung der Wachstumsrichtung statt und zwar zwischen 0,2 und 0,4 % KCl. Es ist leicht einzusehen, daß individuelle Verschiedenheiten zwischen den einzelnen Exemplaren es nicht möglich machten, eine scharfe Grenze zu bestimmen. Für das gleiche Exemplar dürfte die Umstimmung innerhalb eines geringeren Intervalles erfolgen.

Nachdem einmal an einem Salz gezeigt worden war, daß bei gleicher Stromrichtung eine Änderung in der Wachstumsrichtung der Wurzel herbeigeführt werden konnte, war es unmöglich, den elektrischen Strom verantwortlich für die Veränderung zu machen, sondern ich mußte

annehmen, daß es Beziehungen zwischen der Konzentration der Außenlösung und den Verhältnissen der lebenden Zellen der Wurzeln sind, in welchen dieser Reiz einwirkt, die von maßgebender Bedeutung für diese Umstimmung sind. Es war mir deswegen wichtig, durch Versuche diese Konzentration der Umstimmung für eine Reihe von Salzen an demselben Objekt zu bestimmen. In folgenden Tabellen lasse ich die Resultate meiner Versuche folgen. Sie sind alle unter gleichen Bedingungen angestellt worden bei Zimmertemperatur 6 Volt. Batterie und Stromdurchgang 0,0001—0,000 0001 Ampère. Ich will noch besonders hervorheben, daß in keinem einzigen Versuche die durchgeflossene Strommenge mehr als 0,0002 Ampère betrug, sondern meistens schwankte die Strommenge von 0,000 01—0,000 001. Wenn also hier eine Umstimmung in der Wurzel zustande kam, so kann sie nicht als ein Erfolg der größeren durchgeflossenen Strommenge aufgefaßt werden, weil mit der Konzentrationserhöhung die Leitfähigkeit der Lösung besser wurde. Wie man sieht, sind meine Strommengen viel schwächer, als die von Brunchorst verwendeten Größen, von denen er selbst sagt, daß sie keine Schädigung der Wurzeln herbeiführen. Die Stromstärke für die Umstimmung, d. h. für das Auftreten der positiven Krümmung lag bei den Versuchen Brunchorsts zwischen 4 und 16 mg Cu pro Stunde = 0,005—0,013 Ampère, also bei Stromstärken, die im Mittel 1000mal größer sind als die in meinen Versuchen im Durchschnitt zur Verwendung gelangten Ströme.

I. KJ. Molekulargewicht 166.

Konzentration %	Gramm Molekule	Ablenkung der Wurzeln nach Anode	Kathode	indifferent
0,056	0,00034	8	—	2
0,132	0,000795	5	4	1
0,189	0,00114	1	5	2
0,315	0,00196	1	9	2

II. KNO_3. Molekulargewicht 101.

Konzentration %	Gramm Molekule	Anode	Kathode	indifferent
0,034	0,00033	8	—	2
0,10	0,00099	8	—	—
0,143	0,00141	6	1	1
0,333	0,00329	5	3	2
0,500	0,00495	2	4	4
0,600	0,00594	3	4	3

III. K_2SO_4. Molekulargewicht 173,8.

Konzentration %	Gramm Molekule	Anode	Kathode	indifferent
0,02	0,00011	4	—	1
0,039	0,00022	9	—	1
0,12	0,00068	4	2	2
0,34	0,0019	2	6	2
0,68	0,0039	2	4	1
092,	0,0052	2	4	2
1,36	0,0072	3	4	1

IV. K_2HPO_4. Molekulargewicht 152,2.

Konzentration %	Gramm Moleküle	Ablenkung der Wurzeln nach Anode	Kathode	indifferent
0,035	0,00022	8	1	1
0,081	0,00053	9	—	1
0,60	0,00393	8	—	0
0,68	0,00446	8	—	2
0,78	0,00513	1	6	2

V. NaCl. Molekulargewicht 58,5.

Konzentration %	Gramm Moleküle	Anode	Kathode	indifferent
0,020	0,00034	8	1	1
0,023	0,00039	9	—	1
0,039	0,00066	6	1	3
0,047	0,00080	8	2	2
0,055	0,00094	7	2	1
0,097	0,00165	2	6	2
0,105	0,00179	1	6	3
0,163	0,00278	—	6	2

VI. $NaNO_3$. Molekulargewicht 85.

Konzentration %	Gramm Moleküle	Anode	Kathode	indifferent
0,029	0,00034	9	—	1
0,080	0,00094	5	—	1
0,121	0,00142	9	1	—
0,210	0,00247	6	2	2
0,425	0,00500	2	6	1
0,460	0,00541	1	6	2

VII. Na_2SO_4. Molekulargewicht 174,2.

Konzentration %	Gramm Moleküle	Anode	Kathode	indifferent
0,039	0,00022	10	—	—
0,052	0,000298	8	—	2
0,090	0,000516	8	—	2
0,174	0,00100	1	9	1
0,205	0,00117	1	7	2

VIII. NH_4Cl. Molekulargewicht 53,3.

Konzentration %	Gramm Moleküle	Anode	Kathode	indifferent
0,007	0,00013	5	1	2
0,013	0,00024	4	3	2
0,019	0,00034	6	2	2
0,025	0,00047	1	8	1
0,030	0,00056	1	8	2
0,035	0,00065	1	6	2
0,132	0,00248	2	5	1
0,215	0,00403	3	4	1
0,530	0,00994	—	4	6

IX. NH_4NO_3. Molekulargewicht 80.

Konzentration %	Gramm Moleküle	Anode	Kathode	indifferent
0,012	0,00015	8	—	—
0,027	0,00031	6	2	2
0,030	0,00037	—	7	2
0,035	0,00043	2	6	2
0,050	0,00062	—	10	—
0,072	0,00090	—	6	2
0,113	0,00141	2	7	0
0,189	0,00236	—	6	3
0,330	0,00412	2	5	1
0,530	0,00662	—	4	6

X. $(NH_4)_2SO_4$. Molekulargewicht 132.

Konzentration %	Gramm Moleküle	Ablenkung der Wurzeln nach Anode	Kathode	indifferent
0,020	0,00015	6	—	2
0,029	0,00022	7	1	2
0,034	0,00025	6	2	2
0,053	0,00040	3	5	—
0,074	0,00056	1	10	—
0,330	0,00250	—	5	2
0,330	0,00250	2	6	—
0,528	0,00400	1	7	—
0,655	0,00496	1	3	4

XI. $(NH_4)_2HPO_4$. Molekulargewicht 132.

Konzentration %	Gramm Moleküle	Anode	Kathode	indifferent
0,029	0,00022	8	1	1
0,030	0,00022	6	1	2
0,052	0,00039	7	—	2
0,080	0,00060	1	6	2
0,120	0,00909	1	7	2

XII. $MgCl_2$. Molekulargewicht 95.

Konzentration %	Gramm Moleküle	Anode	Kathode	indifferent
0,021	0,00022	9	—	1
0,040	0,00042	10	—	—
0,174	0,00138	10	1	1
0,850	0,00894	1	6	2
1,42	0,0149	1	7	3

XIII. $MgSO_4$. Molekulargewicht 120.

Konzentration %	Gramm Moleküle	Anode	Kathode	indifferent
0,041	0,00033	8	—	2
0,112	0,00093	12	—	—
0,180	0,00150	5	1	1
0,450	0,00375	8	3	1
0,600	0,00500	6	3	1
0,900	0,00750	3	4	1
1,80	0,01500	1	8	3

XIV. $Mg(NO_3)_2$. Molekulargewicht 148.

Konzentration %	Gramm Moleküle	Anode	Kathode	indifferent
0,032	0,00022	9	—	1
0,315	0,00213	8	2	1
0,737	0,00498	4	5	1
1,105	0,00745	2	6	2
2,210	0,01493	—	6	2

XV. $CaCl_2$. Molekulargewicht 111.

Konzentration %	Gramm Moleküle	Anode	Kathode	indifferent
0,236	0,00212	9	1	—

Bei höheren Konzentrationen zeigen die Wurzeln kein Wachstum mehr.

XVI. $Ca(NO_3)_2$. Molekulargewicht 164.

Konzentration %	Gramm Moleküle	Anode	Kathode	indifferent
0,037	0,00022	10	—	—
0,245	0,00149	10	—	—
0,359	0,002189	6	1	4
1,220	0,00743	3	4	2

XVII. $SrCl_2$. Molekulargewicht 152,6.

Konzentration %	Gramm Moleküle	Anode	Kathode	indifferent
0,035	0,00022	9	—	1
0,044	0,000282	9	—	1
0,147	0,000963	4	4	2
0,211	0,00138	1	7	2
0,336	0,002208	1	6	3

XVIII. $Sr(NO_3)_2$. Molekulargewicht 211.5.

Konzentration %	Gramm Moleküle	Ablenkung der Wurzeln nach Anode	Kathode	indifferent
0,048	0,00022	9	0	1
0,208	0,000964	5	2	2
0,313	0,00148	10	—	—
0,413	0,00195	3	6	1

Aus diesen Zahlen geht zunächst hervor, daß die sämtlichen untersuchten Salze die Erscheinung der Umstimmung aufweisen mit der Änderung der Konzentration der Lösung. Bei einigen Stoffen trat mit der Erhöhung der Konzentration eine Herabsetzung des Wachstums ein. Andere Salze, wie Baryumsalze, wirken direkt giftig, indem die Wurzeln darin rasch auch bei niedrigen Konzentrationen absterben. Solche Stoffe können für die Untersuchung nicht in Betracht fallen, sondern ich beschränkte mich auf diejenigen Wirkungen, bei welchen noch ein gutes Wachstum zu sehen war, denn sonst könnte der Einwand erhoben werden, daß es sich lediglich um Wachstumsstörungen durch den Strom handeln würde.

Wir sehen, daß die Konzentrationsgrenze für die Umstimmung nicht bei allen Stoffen gleich ist, sondern erhebliche Abweichungen aufweist. Auch wenn man nur die Anzahl der Moleküle betrachtet, die durch die Gramm-Moleküle einen Ausdruck finden, so zeigen sich die Unterschiede nur noch deutlicher. In stark verdünnten Lösungen sind die Moleküle in ihre elektrisch geladenen Teile gespalten. Die Ionenzahl wäre deshalb der einzige Vergleichsmaßstab, der zulässig wäre. Ich habe deshalb in nachfolgender Tabelle nach diesen Verhältnissen die Konzentrationen der Umstimmung zusammengestellt unter der Annahme, daß die Moleküle völlig in die Ionen gespalten seien.

Die Umstimmung findet statt:

	Ionenzahl	Gramm Molekül in 100 ccm	Gramm Moleküle / Ionen
KJ	2	0,0008	0,0004
KCl	2	0,003 —0,005	0,002
KNO_3	2	0,003 —0,005	0,002
K_2SO_4	3	0,0007—0,002	0,0004
K_2HPO_4	3	0,004 —0,005	0,0015
NaCl	2	0,0009—0,0016	0,0012
$NaNO_3$	2	0,002 —0,005	0,002
Na_2SO_4	3	0,0005—0,001	0,00025
NH_4Cl	2	0,0005	0,00025
NH_4NO_3	2	0,00035	0,0002
$(NH_4)_2SO_4$	3	0,00056	0,00018
$(NH_4)_2HPO_4$	3	0,0004—0,0006	0,0002
$MgCl_2$	3	0,001 —0,008	0,0015
$Mg(NO_3)_2$	3	0,005	0,0015
$MgSO_4$	2	0,005 —0,007	0,003
$Ca(NO_3)_2$	3	0,007	0,002
$SrCl_2$	3	0,0009—0,001	0,0003
$Sr(NO_3)_2$	3	0,0014—0,0019	0,0017

Aus der Tabelle ergibt sich nun, daß die Umstimmung keineswegs nur proportional der Ionenzahl geht. Die Abweichungen sind größer, als allfällige Versuchsfehler das Resultat beeinflußt haben könnten, wenn ich unumwunden auch zugebe, daß in den Experimenten kleinere Abweichungen durch Stehenlassen der Lösungen, ungenügendes Abtrocknen der Keimlinge, kleine Verdunstung während der Versuchsdauer etc. wohl in geringem Maße zustande gekommen sein können.

Es ist also nicht die Zahl der Ionen allein für das Zustandekommen der Umstimmung maßgebend, sondern der Stoff, aus dem die Ionen bestehen. Damit ist wohl genügend die Ansicht von Brunchorst widerlegt, daß die positive Krümmung allein durch die Ausscheidung des Stoffes an der Kathode zustande kommen soll.

Immerhin, so unregelmäßig, wie es auf den ersten Blick scheint, sind diese Zellen doch nicht. Bei jedem Metall steigt die Konzentration der Ionen für die Umstimmung $I < SO_4 < PO_4 < Cl < NO_3$. Es sind nur zwei geringe Ausnahmen beim NH_4, wo die Zahl für das Chlorid etwas größer ist als für das Nitrat und beim Magnesium, wo SO_4 die größte Zahl aufweist.

Ebenso zeigt sich, daß bei gleichen Säureionen die Zahlen regelmäßig zunehmen in der Reihenfolge $NH_4 < Na < K$, wobei sich keine Ausnahme findet. Müßte man Mg und Sr in die Reihe einfügen, so würde sie lauten $NH_4 < Sr < Mg < Na < K$.

In einer kleinen Tabelle zusammengestellt, bekommt man folgende Anordnung bei steigenden Werten für die Umstimmung von oben nach unten und links nach rechts.

	NH_4	Na	K →
↓ I			KI
SO_4	$(NH_4)_2SO_4$	Na_2SO_4	K_2SO_4
PO_4	$(NH_4)_2HPO_4$	$(Na_2)HPO_4$	$(K_2)HPO_4$
Cl	NH_4Cl	NaCl	KCl
NO_3	NH_4NO_3	$NaNO_3$	KNO_3

Was sagt uns nun diese Tabelle? Sicherlich doch nichts anderes, als daß für die Umstimmung der Erbsenwurzel die Ionen in der Weise maßgebend sind, als daß wir darin die Summe der spezifischen Kationenwirkung plus Summe der spezifischen Anionenwirkungen vor uns haben. Weder das Kation für sich allein, noch das Anion für sich allein bewirkt in einem Salze die Reizung und die Umstimmung: beide Teile wirken zusammen.

Aus solchen Zusammenstellungen ist leicht auch die Wirkung eines Salzes, das nicht näher geprüpft worden ist, vorauszusagen, sofern ein anderes Salz bereits in seiner Wirkung bestimmt ist.

Ähnlich gesetzmäßiges Verhalten der verschiedenen Salze ist zum Teil auch aus den Versuchen von Shibata (pag. 590) an Isoëtes-spermatozoiden herauszulesen. Für Isoëtes steigen die Konzentrationen für die Umstimmung in der Reihe von $PO_4 < SO_4 < NO_3 < Cl$ bei allen Metallen. Dagegen glaubt Shibata (pag. 590), daß für die verschiedenen Metalle die gleichen Konzentrationen gelten. Immerhin sind seine Zahlen wie diejenigen von Lilienfeld und Sammet für solche Zwecke nicht wohl zu gebrauchen, indem die angewendete Methode nicht besonders geeignet ist, die Konzentration der Umstimmung genau festzustellen.

Neben den Salzen zeigen auch die freien Säuren und Basen die Umstimmung bei Änderung der Konzentration. Es ist merkwürdig, daß die Ammoniumsalze bei den niedrigsten Konzentrationen die Umstimmung bewirken durchschnittlich bei 10mal geringer Konzentration als die Kalisalze. Für das biologische Verhalten der Wurzeln würde man schließen, daß die Ammoniumsalze ein spezifisches Reizmittel der Erbsenwurzel sind.

Der Einfluß der Stromstärke.

Während durch meine Versuche dargetan wurde, daß auch eine Krümmung der Wurzeln nach dem positiven Pole bei ganz schwachen Stromstärken erzielt werden kann, wenn die Konzentration der Lösung nur erhöht wird, sagt Brunchorst, daß die Wendung nach dem positiven Pole immer durch stärkere Ströme bedingt sei. Es war deswegen wichtig, wenigstens an einem Salze den Einfluß der Stromstärke näher zu studieren.

Ich wählte dazu NH_4Cl und KCl.

Der Strom betrug 24 Volt; durchgeflossene Strommenge 0,012 Amp. = 14,1 mg Cu pro Stde.

NH_4Cl 0,01 %
8 Wurzeln — 7 stark nach der Kathode, 1 indifferent: Wachstum gering, nach 24 Stdn. sind 4 Wurzeln abgestorben.

NH_4Cl 0,01 %
Stromstärke 6 Volt; durchgeflossene Strommenge 0,0001 Amp.
8 Wurzeln — 6 stark nach dem negativen Pol, 2 indifferent, Wachstum gut, keine abgestorbenen Wurzeln.

NH_4Cl 0,01 %
Stromstärke 2 Volt; durchgeflossene Strommenge 0,00002—0,00004 Amp.
8 Wurzeln — 7 stark nach der Anode gewendet, 1 indifferent, Wachstum gut, keine abgestorbenen Wurzeln.

Nimmt man stärkere Konzentration 0,1 % NH_4Cl, so bemerkt man, daß 0,01 Amp., 0,0001 und 0,00002 Amp. die Wurzeln nach der Kathode wachsen und keine Umkehrung der Wachstumsrichtung zeigen. Bei 0,01 Amp. sind zahlreiche Wurzeln abgestorben und es zeigen die übrigen Wurzeln ein geringes Wachstum.

Auch die Versuche mit KCl geben ein gleiches Resultat.

0,1 % KCl. 24 Volt 0,015 Amp.
8 Wurzeln 6 wenden sich nach der Kathode, 2 bleiben gerade, Wachstum gering; nach 24 Stdn. sind

0,1 % KCl. 6 Volt 0,0002 Amp.
8 Wurzeln Alle 8 wenden sich nach der Anode, Wachstum gut, keine abgestorbenen Wurzeln.

0,1 KCl. 2 Volt 0,000005 Amp.
8 Wurzeln Alle 8 nach der Anode gewendet.

Nimmt man zu den Versuchen eine stärkere Konzentration der Lösung 0,5 %, so daß auch bei schwächeren Strömen eine Wendung zur Kathode eintritt, so tritt keine Veränderung in der Wachstumsricutuug auf bei 0,005 Amp. und 0,00001 Amp.; die Wachstumsintensität ist bei dem stärkeren Strom eine sehr geringe. Ebenso zeigen sich bald abgestorbene Wurzeln, während bei dem schwachen Strome die Wurzel in ganz normaler Weise weiter wächst und keine nennenswerte Störung der Wachstumsintensität zeigt.

Diese Versuche zeigen, daß bei Stromstärken unter 0,0001 Ampère die Wendung zur Kathode nicht durch eine Schädigung des Stromes herbeigeführt wird. Diese Krümmung bei starken Strömen ist deshalb verschieden von der positiven Krümmung, die bei schwachen Strömen, aber größeren Konzentrationen eintreten.

Bei der Frage nach der Änderung der Konzentration der Umstimmung der Wurzeln bei verschiedenen Stromintensitäten können nur die schwachen Ströme mit ihren Effekten in Betracht fallen unter 0,001 Amp. Ich habe zwar diese Frage speziell nicht genauer geprüft, doch scheint es mir nach dem vorliegenden Materiale, daß diese Konzentration der Umstimmung sich nicht wesentlich verschiebt zwischen 0,0001 und 0,00001 Ampère, wenigstens haben mir einige Parallelversuche, wo bei gleichen Batterien der Widerstand erhöht wurde, annähernd gleiche Resultate gegeben für die Konzentration der Umstimmung.

Dagegen scheint die Intensität des Stromes — innerhalb gewisser Grenzen — die Intensität der Wachstumsänderung zu beeinflussen. Während bei Einschaltung grosser Widerstände, wo die durchgeflossene Strommenge unter 0,000001 Amp. betrug, die Reaktion der Wurzel

nur langsam sich einstellte, sowohl bei höheren oder niedrigeren Salzkonzentrationen, trat bei 0,00001—0,0001 Amp. die Reaktion rascher ein.

Der Ort der Reizperzeption.

Für den Geotropismus ist zuerst von Darwin gezeigt worden, daß die Wurzelspitze in der Hauptsache den Reiz empfindet. Dieser Befund ist durch zahlreiche spätere Untersuchungen bestätigt worden. Man hat nun auch für den Lichtreiz die gleiche Verteilung der Empfindlichkeit gefunden. Brunchorst hat die Verteilung der Empfindlichkeit auf den galvanotropischen Reiz genauer studiert. Er findet, daß die Krümmung zur Anode ähnlich wie die Schwerkraft in der Wurzelspitze empfunden wird; dagegen wird die positive Krümmung in der ganzen Länge der Wurzel wahrgenommen.

Meine Untersuchung hatte in erster Linie festzustellen, ob diese beiden verschiedenen Krümmungen auch in ungleicher Weise von der Wurzel empfunden werden. Ich machte deswegen folgenden Versuch:

KCl 0,1 % = 0,0009 GM.

24 Volt 0,01 Amp. = 11,8 mg Cu pro Stde.

Wurzeln intakt	12 Wurzeln n. d. Kathode gewendet.
„ 1 mm von der Spitze abgeschnitten	6 „ alle n. d. Kathode gewendet.
„ 2 „ „ „ „ „	6 „ „ „ „ „ „
„ 3 „ „ „ „ „	6 „ „ „ „ „ „
„ 4 „ „ „ „ „	6 „ „ „ „ „ „

Dieser Versuch stimmt mit den Angaben von Brunchorst überein. Die Entfernung eines mehr oder weniger großen Stückes von der Wurzelspitze hat diese Krümmung nicht gehindert. Daraus folgere ich wie Brunchorst, daß der Reiz in der wachstumsfähigen Zone ebenfalls empfunden wird, und zwar ebensogut wie in der Spitze. Ich halte die Ursache dieser Erscheinung für eine Schädigung, die längs der ganzen Wurzel eintritt. Es zeigen solche Wurzeln ein sehr geringes Wachstum, ebenso treten bald unter den am meisten gebogenen Exemplaren abgestorbene Individuen auf. Die Versuchsanordnung von Brunchorst (II, p. 195) beweist ferner, daß diese Schädigung auf der Seite des +Poles intensiver auftritt. Die Ursache der Schädigung sieht Brunchorst im Kation, das allein wirke, weil es zur Ausscheidung gelangt. Gegenwärtig dürfte man diese Erscheinungen aus der elektrischen Polarisation am besten erklären.

Verschieden von dieser bezeichnet Brunchorst I die Krümmung nach dem negativen Pole, die durch schwache Ströme hervorgerufen wird. „Diese hat viel mehr Ähnlichkeit mit den Richtungsbewegungen

wie andere. Es findet dabei kein Absterben der Wurzeln statt; sie wachsen ruhig weiter, ob auch nicht so gut wie nicht im Strome befindliche, und machen, wenn der Strom nicht mehr auf sie einwirkt, normale geotropische Krümmungen. Es liegt deshalb bis jetzt nichts vor, was eine andere Auffassung wie die, sie als eine den Richtungsbewegungen ganz analoge Krümmung zu betrachten, notwendig macht."

Aus seinen Dekapitierungsversuchen der Wurzelspitzen schließt Brunchorst weiter, „daß bei der negativen Krümmung die Spitze allein die empfindliche Region ist, von welcher aus der Reiz auf die obere Region übertragen wird". Ebenso schließt Müller-Hettlingen aus seinen Versuchen, daß vorzugsweise die Wurzelspitze den Reiz empfindet, wenn die Wurzel nach dem negativen Pol sich wendet.

Daraus geht nun aber noch nicht hervor, ob die Wendung der Spitze zum positiven Pole, wie sie durch Erhöhung der Salzkonzentration auch bei Anwendung sehr schwacher Ströme eintritt, auch in der ganzen Länge der Wurzelspitze oder nur besonders in der Spitze empfunden wird.

Ich habe deshalb die Dekapitierungsversuche wiederholt, und zwar mit dem gleichen Salz bei niedriger Konzentration, die eine Wendung der Wurzel zur Anode und bei höherer Konzentration der Lösung zur Kathode herbeiführte.

NaCl 0,01 %	
Normale Wurzeln	6 nach Anode, 2 indifferent.
1 mm abgeschnitten	4 Exemplare schwach nach der Anode, 2 indifferent.
2 " "	Alle 6 Exemplare gerade, bei 3 Spuren von Krümmung zur Anode.
3 " "	Alle Exemplare gerade.
NaCl 0,035 %	
Normale Wurzeln	6 nach der Kathode indifferent.
1 mm abgeschnitten	5 schwach nach Kathode, 3 gerade.
2 " "	Alle Exemplare gerade, 2 schwach nach der Kathode.
3 " "	Alle Exemplare gerade.
$(NH_4)_2SO_4$ 0,02 %	
Normale Wurzeln	6 Exemplare nach der Anode.
1 mm abgeschnitten	5 Exemplare schwach nach der Anode, 3 gerade.
2 " "	6 Exemplare gerade, 2 schwach nach der Anode.
3 " "	8 Exemplare gerade.
$(NH_4)_2SO_4$ 0,074 %	
Normale Wurzeln	6 Exemplare nach der Kathode.
1 mm abgeschnitten	4 Exemplare schwach nach der Kathode, 4 Exemplare gerade.
2 " "	6 Exemplare gerade, 2 schwach nach der Kathode.
3 " "	7 Exemplare gerade, 1 schwach nach der Kathode.

Diese beiden Versuchsserien für Natrium und Ammoniumsalze bestätigen das Ergebnis Brunchorsts, daß vor allem die Wurzelspitze das empfindliche Organ für die Krümmung nach dem — Pol ist. Ander-

seits zeigen sie aber, daß entgegen der Annahme Brunchorsts die positive Krümmung bei schwachem Strom durch die Wurzelspitze empfunden wird, genau so wie die negative Krümmung. Es existiert zwischen der Verteilung der Empfindlichkeit für die negative Krümmung und die positive Krümmung keine nennenswerte Differenz bei beiden geprüften Salzen. Daraus folgere ich, daß bei Verwendung von schwachen Strömen eine Schädigung längs der ganzen Wurzel nicht in erheblichem Maße eintritt und daß unter diesen Bedingungen positive wie negative Krümmung an den gleichen Orten empfunden wird.

Weiter muß aber aus diesen Versuchen geschlossen werden, wie das Brunchorst getan hat, daß diese Krümmungen bei schwachen Strömen verschieden sind von der positiven Krümmung, die bei starken Strömen auftreten und nicht miteinander in die gleiche Kategorie von Erscheinungen gestellt werden. Das betrifft auch die positive Krümmung, die bei schwachen Strömen infolge der Erhöhung der Konzentration der Lösung eintritt.

Zur Theorie chemotropischer Erscheinungen.

Von sämtlichen Forschern wird die Ablenkung der Phanerogamenwurzel in ihrer Wachstumsrichtung durch Konzentrationsgefälle von Salzlösungen als eine chemotropische Erscheinung angesprochen. Als verschieden davon hat man die Ablenkung der Wurzeln durch den galvanischen Strom angesehen und ihn als Galvanotropismus bezeichnet. Beide Erscheinungen zeigen so viel äußerliche Ähnlichkeiten, daß man wohl die Frage diskutieren darf, ob der Chemotropismus der Salze und der Galvanotropismus nicht auf die gleichen Ursachen zurückzuführen sind. Besonders die neueren Anschauungen über die Dissoziation und die Leitfähigkeit der Salzlösungen weisen den Weg, wie man sich den Zusammenhang dieser Erscheinungen etwa zu denken hat und geben auch Anhaltspunkte zur Prüfung der Erscheinungen.

Brunchorst, der sich mit dem Galvanotropismus der Wurzeln befaßt hat, erklärt die eine Ablenkung der Wachstumsrichtung der Wurzeln aus der elektrischen Polarisation. Sie tritt nach seiner Auffassung bei den entgegengesetzten Flanken ungleich ein; dadurch werde eine ungleiche Hemmung des Wachstums auf den entgegengesetzten Seiten der Wurzel herbeigeführt und somit komme die Abbiegung der Wurzel zustande. Dieser Auffassung kann ich mich anschließen, nur soweit es die Wirkungen starker elektrischer Ströme betrifft. Immerhin dürfte auch aus der Elektrizitätslehre eine neue Basis zum näheren Verständnis der Erscheinung gegeben werden.

Die folgenden Untersuchungen beziehen sich nur auf die Effekte schwacher Ströme, von denen Brunchorst bereits bemerkt, daß sie den Richtungsbewegungen, die durch Schwerkraft und Licht hervorgerufen werden, analoge Erscheinungen sind.

Der Effekt, den der elektrische Strom in einer Lösung erzeugt, ist die Ionenwanderung. Weder das Wasser noch der gelöste Elektrolyt, z. B. die Schwefelsäure leitet im absolut reinen Zustand den elektrischen Strom; die Leitfähigkeit erscheint erst mit der Lösung des einen Körpers in dem andern. Mit der Lösung tritt gleichzeitig die Spaltung des Salzes in die beiden elektrisch geladenen Teile, die Ionen auf. Diese Trennung in die Ionen vergrößert sich mit dem Grade der Verdünnung und ist bei starker Verdünnung vollständig. Die Leitfähigkeit einer Lösung für den elektrischen Strom ist abhängig von der Zahl der Ionen und ist gleich Leitfähigkeit der Kationen plus Leitfähigkeit der Anionen. Wichtig für unsere Betrachtung ist dann ferner das Ergebnis, daß der Strom nicht die Ionisierung eines Salzes in der Lösung erhöht oder erniedrigt, sofern die Ionen nicht abgeschieden werden, sondern nur die bereits bestehenden Ionen zur Wanderung bringt. An den Polen findet die Abscheidung der Elektrolyten nach Maßgabe der durchgegangenen Strommenge statt.

Man könnte nun für das Zustandekommen der galvanotropischen Krümmung die Ionenwanderung in der Lösung verantwortlich machen. Diese Größe ist schon verschiedentlich bestimmt worden. Sie beträgt z. B. für eine 8% $CuSO_4$-Lösung mit 1 Volt pro m $- 1{,}6 \cdot 10^{-8}$ m pro Sekunde $= 0{,}00016$ mm. Oder pro Stunde 0,576 mm und für 12 Stdn. 6,912 mm.

Bei den sehr schwachen zur Verwendung gekommenen Strömen ist diese Größe für die Beobachtungszeit von 12 Stunden so gering, daß man sie füglich vernachlässigen darf, ohne einen Fehler zu begehen. Meine Versuche zeigen dann deutlich, daß die Umstimmung bei den verschiedenen Stoffen nicht von der Ionenzahl, sondern von der stofflichen Zusammensetzung der Ionen abhängt. Jede Theorie, die sich auf die Verhältnisse der Ionenwanderung in der Lösung allein stützt, muß darum verlassen werden.

Von andern Möglichkeiten zur Erklärung des Galvanotropismus sind zwei wie mir scheint zu berücksichtigen.

Einmal ist es sicher, daß die Ionenwanderung nicht nur in der Lösung eintritt, sondern sie wird sich auch in jeder Zelle im Zellsaft zeigen, wenn die Wurzel in einen Stromkreis eingeführt wird, wie es in meinen Versuchen geschehen ist. Die Zellen der Wurzeln enthalten

in ihrem Zellsaft immer eine ganze Reihe von Salzen gelöst, die gewiß zum Teil in die Ionen gespalten sind. Es werden bei der Ionenwanderung die einzelnen Ionen auf die Plasmahaut einen Druck ausüben, sofern diese den Austritt der Ionen verhindert. Soviel wir aber aus den osmotischen Verhältnissen wissen, ist das für die weitaus meisten Ionen der Fall.

Stellt man sich eine Zelle vor, deren Längsachse senkrecht zur Stromrichtung orientiert ist (Fig. 2), so wird dieser Druck, der durch die Ionenwanderung herbeigeführt wird, auf den beiden Flanken, die den Polen zugewendet sind, gleich sein, denn die Zahl der + und — Ionen wird gleich sein. Einen einseitig stärkeren Druck auf einer Flanke, wie es etwa die Statholitentheorie für den Geotropismus annimmt, tritt nicht ein. Dieses Gleichgewicht würde nur dann verschoben, wenn durch Eintritt oder Austritt von Ionen auf den verschiedenen Flanken ungleiche Ionenmengen wirken würden. In diesem Falle würde die

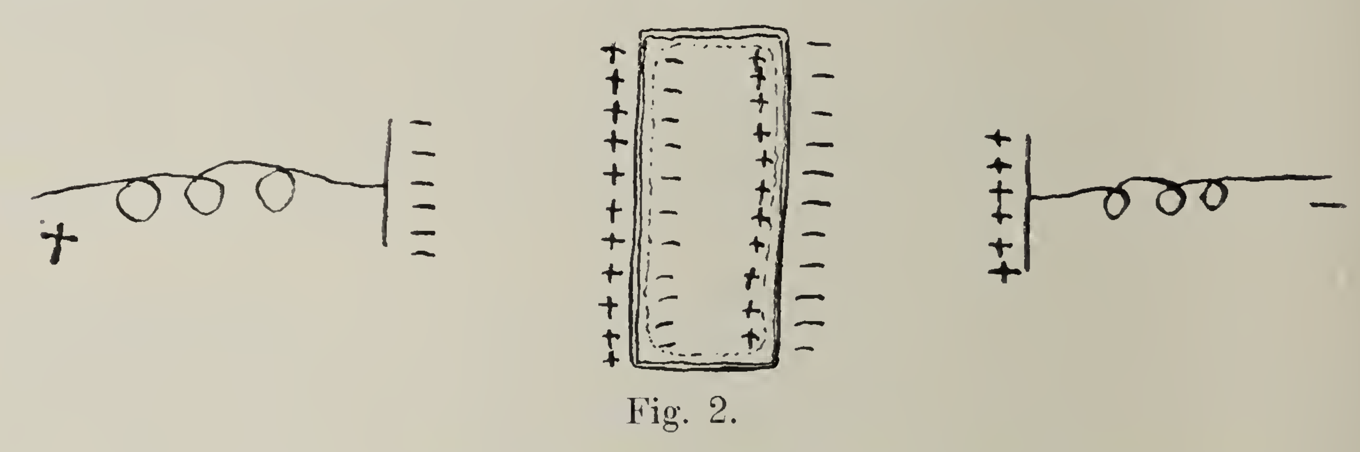


Fig. 2.

ganze Argumentation, die der Statolithentheorie des Geotropismus zugrunde liegt, für die Empfindung des elektrischen Reizes passen, nur mit dem Unterschiede, daß der Druck in unserem Falle durch ungleiche Verteilung der Ionen anstatt durch die Stärkekörner zustande kommt.

A. Coehn und W. Barrat haben von solchen Überlegungen ausgehend für die galvanotropischen Bewegungen von Paramaecium eine Erklärung zu geben versucht. Die Konzentration der Umstimmung der Lösung wäre somit von gleicher Ionenzahl, wie die Konzentration des Zellsaftes der empfindlichen Zelle. Nimmt man nun an, daß die Durchtrittsgeschwindigkeit von Kationen und Anionen durch den Plasmaschlauch eine ungleiche ist, so bekommt man eine ungleiche Ionenzahl und eine ungleiche elektrische Ladung auf den entsprechenden Flanken. Das Verhältnis wird sich ändern, wenn die Zahl der Ionen außen größer als innen ist in der einen Richtung und umgekehrt, wenn das Verhältnis innen größer als außen ist nach der anderen Richtung. Man kann sich die Umstimmung darnach erklären, doch befriedigt sie mich nicht. Es spricht dieser Auffassung vor allem die Tatsache entgegen,

daß die Umstimmung bei den verschiedenen Salzen nicht bei gleichen Konzentrationen der Ionen liegt, was in diesem Falle eintreten müßte, wenn die Theorie richtig wäre. Dann müssen wir aber annehmen, daß die Plasmahaut durchaus gegen Elektrolyten kein indifferentes Gebilde ist, sondern durch diese verändert wird.

Welche Grundlagen für eine allfällige Erklärung des Galvanotropismus ergeben sich aus den Versuchen mit der Erbse?

Wir müssen hier vor allem festhalten, daß die Umstimmung der Wurzeln nicht durch die Stromstärke, sondern durch die Konzentration der Lösung bedingt wird, sofern wenigstens so schwache Ströme zur Verwendung gelangen, daß die Pflanze nicht geschädigt wird. Weiter zeigen die Versuche, daß die Umstimmung nicht proportional der Zahl der Moleküle oder Ionen bei den verschiedenen Salzen erfolgt. Die Reihenfolgen entsprechen aber ebenfalls nicht den Wanderungsgeschwindigkeiten der Ionen in wässerigen Lösungen.

Für eine Erklärung bleibt nur übrig anzunehmen, daß die Stoffe im Protoplasma Veränderungen hervorrufen. Nur dann bekommen wir eine Erklärung für das gesetzmäßige Verhalten der verschiedenen Stoffe. Dieses beweist eine additive Eigenschaft. Man kann daraus folgern, daß Wirkung eines Salzes gleich ist der Wirkung der Kationen plus Wirkung der Anionen.

Wenn nun die Ionenwanderung die Ursache der Veränderungen ist, dann müssen wir annehmen, daß dadurch ein Eintritt von Ionen in die Zelle erfolgen und auf dem Wege des Durchtrittes durch die Plasmahaut eine Störung durch Ausflockungen oder Auflockerungen in diesem System kolloidaler Körper des Protoplasmas eintritt. Sofern Unterschiede in den beiden entgegengesetzten Flanken eintreten, wird eine Ungleichheit geschaffen, die zur Erzeugung eines Reizes völlig ausreichen würde.

Diese Ungleichheit kann ja eintreten durch die ungleiche Wanderungsgeschwindigkeit der Ionen beim Eintritt in die Plasmahaut; sie kann aber auch eintreten durch die ungleiche Ausfällung und Auflockerung der einzelnen Ionen im Plasma. Die Reihenfolgen der Wirkungen der Kationen und Anionen weisen mit aller Deutlichkeit darauf hin, daß solche Erscheinungen vertreten sind.

Nun wird aber der Eintritt der Kationen und Anionen auf beiden Flanken ungleich erfolgen, denn infolge der Wanderung der Ionen in der Außenlösung werden auf der einen Seite z. B. die Kationen der Wurzeln zu wandern, dann auf der entgegengesetzten Flanke von der Wurzel weg wandern und die Anionen genau in umgekehrter Richtung,

Fig. 2. Dadurch wird jedenfalls eine weitere Ungleichheit geschaffen, die in der Wirkung einem ungleichen Eintritt der Ionen auf den entgegengesetzten Flanken der Wurzel gleich kommt.

Diese Verhältnisse werden auf das Zustandekommen der Krümmung gegenseitig sich beeinflussen und die Resultante dieser verschiedenen Wirkungen wird als Gesamtes den Reiz für die Wurzelkrümmung geben.

Charakteristisch für diese galvanotrope Wurzelkrümmung ist nun die Umstimmung der Wurzel, die wenigstens bei den schwachen Strömen unabhängig von der Stromintensität zu sein scheint. Diese Umstimmung führt uns zur Betrachtung einer andern Seite des Problems. Wie bereits erwähnt, erklären Coehn und W. Barrat diese Erscheinung bei den Paramäcien einfach dadurch, daß sie annehmen, daß im einen Falle die Ionenkonzentration außen größer als in der Zelle, im andern Falle umgekehrt ist. Die Gründe, die gegen eine solche Auffassung sprechen, habe ich bereits angeführt. Immerhin müssen wir aus allen bekannten Verhältnissen des Stoffaustausches schließen, daß, wenn ein Eintritt von Salzteilchen in die Zelle erfolgt, umgekehrt auch ein Austritt von Ionen aus dem Zellsaft in die Außenflüssigkeit eintritt. Diese durch die Plasmamembran durchtretenden Ionen werden in derselben die gleichen Veränderungen hervorrufen, wie die eintretenden Ionen und der labile Gleichgewichtszustand, in welchem die Plasmahaut sich befindet, kann nur das Resultat beider Wirkungen sein. Wenn man nach den Auffassungen des Stoffumsatzes annimmt, daß bei Eintritt von Ionen die gleiche Anzahl Ionen mit gleicher elektrischer Ladung austritt, wo der Gleichgewichtszustand hergestellt ist, so wird in der Plasmahaut eine Differenz sich nur ergeben aus den ungleichen Wirkungen elektrisch gleichgeladener Ionen auf das Plasma, indem auf den entgegengesetzten Seiten der Ionen Ein- und Austritt in verschiedener Weise erfolgen muß. Um die Umstimmung zu erklären, braucht man nur anzunehmen, daß die Unterschiedsschwelle infolge der Steigerung der Konzentration verschoben wird. Das eine Mal wird auf der einen Seite die Ausflockung kräftiger werden, das andere Mal auf der entgegengesetzten Seite. Dadurch wird die Reizung erklärt und die Umstimmung.

Ich sehe deshalb im Zustand der Umstimmung einen Gleichgewichtszustand, der auf beiden Flanken gleich ist. Sobald auf der einen Seite gegenüber der andern dieser Gleichgewichtszustand sich verschiebt, wird die Reizung eintreten. Es ist also die Empfindung einer Differenz, die sich zeigt und womit auch alle Erfahrungen mit der chemotropen Reizung übereinstimmen.

Mit diesen Auseinandersetzungen befinde ich mich auf einem ähnlichen Boden wie J. Loeb in seiner Theorie des Galvanotropismus. Auch er nimmt die Wirkung der Ionen sowohl in der Außenlösung, als im Innern der Zellen an (innere und äußere Elektrolyse) und die Wirkung ist verschieden je nachdem die eine Wirkung oder die andere Form der Elektrolyse vertreten ist. Bei der Erbsenwurzel kommen, wie es mir scheint, beide Wirkungen miteinander zur Geltung, die mit dem Durchtritt der Ionen durch die Plasmahaut verbunden sind. Weder das Schema des Muskels (innere Elektrolyse), noch dasjenige der Hautdrüsenzellen von Amblystoma und der Protozoen (äußere Elektrolyse) paßt für die Erbsenwurzel. Die Umstimmung findet bei allen Salzen mit Änderung der Konzentration statt, sie hat nach meiner Auffassung eine größere Bedeutung, als Loeb pag. 532 und 533 annimmt.

Nur durch die Wechselwirkung der Verhältnisse der inneren und äußeren Elektrolyse gelingt es, in befriedigender Weise für die Verhältnisse, wie sie bei der Erbsenwurzel vorliegen, eine Erklärung zu geben. Daß Stoffe ein- und austreten in diesem Falle, dürfte nach allem, was wir über den Stoffaustausch der Wurzeln kennen, keinem Zweifel unterliegen. Wenn man will ist deshalb die Anschauung, die ich für die Verhältnisse der Erbsenwurzel habe, nur eine besondere Anwendung der Loebschen Theorie des Galvanotropismus.

Wenn wir uns fragen, ob die beobachteten chemotropischen Reize, die verschiedene Salze auf die Wurzeln der Phanerogamen und auch auf die der Erbse ausüben, identisch sind mit den Reizerscheinungen des elektrischen Stromes, so können nur die Effekte der schwachen Ströme in Betracht kommen. Von diesen habe ich nachgewiesen, daß sie je nach der Konzentration der Lösung Krümmungen gegen die Kathode oder Anode auslösen. Chemotrope Erscheinungen treten nur in einem Konzentrationsgefälle auf und zwar wachsen die Wurzeln bei schwachen Konzentrationsdifferenzen gegen die stärkere Konzentration der Lösung, wie die Versuche von Newcombe und Rhodes, Lilienthal und Sammet zeigen.

In jedem Konzentrationsgefälle von Salzen treten elektrische Ströme infolge der ungleichen Wanderungsgeschwindigkeit der Ionen auf, die Konzentrationsströme. Diese verlaufen so, daß der Strom, der von der niedrigen Konzentration zur höheren geht, die positive Ladung bekommt, und der Strom, der von der höheren Konzentration zur niedrigen geht, die negative Ladung erhält. Wenn deshalb die Wurzelspitze in einem schwachen Konzentrationsgefälle sich zum Orte stärkerer Konzen-

tration wendet, so ist das gleich bedeutend mit der Wendung zur Anode. Dieses tritt nur aber ebenfalls in der andern Anordnung des Experimentes im Galvanotropismus ein. Auch die in den Konzentrationsgefällen sich bildenden Ströme sind durchaus analog den ganz schwachen, an meinen Versuchen zur Anwendung gelangten Strömen. Nernst (pag. 708) berechnet die elektromotorische Kraft für das Konzentrationsgefälle KCl 0,1—0,01 Mol zu 0,0542 Volt und die beobachtete Größe war 0,0532 Volt. Je nach dem Widerstand wird die zwischen zwei Punkten fließende Strommenge verschieden sein. Man kann aber leicht sehen, daß, wenn diese beiden Punkte, die eine Differenz von 0,1—0,01 Mol aufweisen, in einem Konzentrationsgefälle nahe aneinanderrücken, der Widerstand immer kleiner und die durchfließende Strommenge größer wird. Größen von 0,00001—0,000001 Amp. treten bei Entfernung dieser Punkte leicht auf. Daraus kann man wohl mit Recht schließen, daß bei den Versuchen über chemotropische Reizung der durch das Konzentrationsgefälle erzeugte Strom, wie ihn unter den Bedingungen die Lilienfeld, Shibata, Sammet eingehalten haben, in der Größe analog demjenigen ist, den ich zu meinen Versuchen wählte.

Die Betrachtungen über die Konzentrationsströme und die chemotrope Reizung der Wurzeln in Konzentrationsgefällen führen mich aber notwendig zur Frage über die Ursache des Reizes, der die Wurzel zur Ablenkung der Wachstumsrichtung verursacht. In einer homogenen Salzlösung tritt eine Ablenkung der Wurzeln in ihrer Wachstumsrichtung nicht ein, sie folgt dem Geotropismus. Sobald ein Strom durchgeht, beginnt die Ablenkung. Es ist somit nur die Wanderung der Ionen eingetreten; nur diese kann die Ablenkung verursacht haben. Zum gleichen Resultate gelangt man aber für die Verhältnisse bei chemotroper Reizung im Konzentrationsgefälle. Gegenüber der homogenen Lösung zeigt das Konzentrationsgefälle nur die Wanderung der Ionen und das damit verbundene Auftreten der Konzentrationsströme.

Daraus schließe ich, daß Chemotropismus der Salze und Galvanotropismus bei den Wurzeln identische Erscheinungen sind. Beide werden hervorgerufen durch die Ionenwanderung und die damit verbundenen Veränderungen in der Phanerogamenwurzel; in dem einen Falle wird aber die Ionenwanderung durch ein Konzentrationsgefälle, im andern Falle durch den elektrischen Strom herbeigeführt.

Wenn diese Sätze richtig sind, dann ist aber zugleich die Prüfung der Wurzeln in einem Stromkreis unter den bis jetzt bekannten das beste Mittel, um die Konzentration der Umstimmung genau festzu-

stellen. Bei Phanerogamenwurzeln ist außer meinen Versuchen nur noch von Sammet der Versuch gemacht worden, diese Konzentration zu ermitteln. Indes geben seine Versuche leider keine exakten Anhaltspunkte, um diese Differenz zu bestimmen. Soviel ich aus seinen Versuchsresultaten ersehe, muß das Ergebnis annähernd für NaCl, KNO_3 dasselbe sein, wie ich es erhalten habe. Die Versuche mit Gelatineblöcken, wie sie Lilienfeld angewendet hat, sind leider gar nicht geeignet, für diese Fragen verwendet zu werden, indem die Kolloide wie Gelatine und andere sehr stark hemmend auf die Ionenwanderung und damit auf die Ströme wirken. Auch in den Resultaten mit seinen Versuchen finden sich je nach den Umständen der Versuchsanstellung ungleiche Resultate. Das beste Beispiel, um zu zeigen, wie verschieden die Resultate ausfallen je nach der verwendeten Methode, sind die Zuckerarten. Nach Sammet geben Glykose und Rohrzucker eine chemotrope Reizung, nach Lilienfeld geben sie keine Reizung auf Wurzeln!

Mit Nichtelektrolyten habe ich nur einige wenige Versuche gemacht. Ein Zusatz von Rohrzucker, Glyzerin zu einer schwachen Salzlösung zeigt keine Einwirkung der Nichtelektrolyten. Die Wurzeln krümmen sich nur, wie wenn das Salz allein wirken würde. Indes gebe ich gerne zu, daß meine Versuchsanstellung nicht geeignet ist, diese Frage zu lösen.

Wenn Nichtelektrolyte einen Chemotropismus auslösen — und daran ist, wie mir scheint, kein Zweifel möglich, — so ist die Wirkung des Nichtelektrolyten in den Veränderungen der Permeabilitätsverhältnisse der Plasmamembran zu suchen. Wird durch eine Einwirkung von ungleichen Mengen Nichtelektrolyten auf den entgegengesetzten Seiten der Wurzel die Plasmahaut nur etwas geändert in ihren Permeabilitätsverhältnissen gegenüber den im Innern der Zelle enthaltenen Salzen, die sicher zum Teil dissoziert sind, so werden wir auf den entgegengesetzten Seiten ungleiche ausfällende und auflockernde Wirkungen auf die Kolloide des Plasmas haben und dementsprechend die Reizung. Daraus ist aber auch die Umstimmung leicht zu verstehen und zu erklären. Es kann nicht in meiner Aufgabe liegen, hier diese Verhältnisse der Nichtelektrolyte näher zu erörtern, bemerken will ich nur, daß sie mit meiner Auffassung des Zustandekommens der Reizung bei den Elektrolyten in Einklang stehen.

Es bleibt mir nur übrig, einen Blick auf die nachgewiesene, besonders ausgebildete Empfindlichkeit der Wurzelspitze zu werfen. Die Untersuchungen über den statischen Apparat der Wurzelspitze haben ergeben, daß die besonders differenzierten Sinneszellen mit einem einzigen

großen Zellenraum ausgestattet sind, der mit dünnflüssigem Zellsaft erfüllt ist. In einer solchen Zelle muß die Wanderung der Ionen im Zellsaft leichter vor sich gehen, als wenn der Raum in viele kleine Vacuolen abgeteilt ist. Die Wirkung der Ionenwanderung wird deshalb in der Region der Wurzelspitze besonders gut sich zeigen. Damit steht im Einklang die besondere Empfindlichkeit der Wurzelspitze. Die rückwärts liegenden Partien der Wurzel sind zwar ebenfalls befähigt, den Reiz aufzunehmen, wenn auch in viel schwächerem Maße. Das zeigt aber nur, daß in allen Zellen Reiz empfunden wird, infolge besonders günstiger Verhältnisse in der Wurzelspitze jedoch stärker als in den rückwärts liegenden Partien der Wurzel.

Mit anästhesierenden Mitteln habe ich nur wenig Versuche gemacht. Es zeigt sich, daß es gelingt, die Empfindlichkeit für den galvanotropischen Reiz aufzuheben. Bei einem Zusatz von 20 % Chloroformwasser zeigten die Wurzeln noch Wachstum, hingegen trat die Ablenkung der Wachstumsrichtung der Wurzel nicht mehr ein bei 0,1 % KCl und 0,05 % KCl. Der Versuch zeigt uns, daß es gelingt, die Reizempfindlichkeit der Wurzel aufzuheben, ohne daß ihr Wachstum sistiert wird.

Meine Untersuchungen beziehen sich auf die Erbsenwurzel. Ich hielt es für richtiger, einen Lebensvorgang an einem Objekte möglichst intensiv zu studieren, als gleichzeitig mit zahlreichen Pflanzen zu operieren. Ich war um so mehr gezwungen, diesen Weg einzuhalten, als Raum und Hilfsmittel, die mir zur Verfügung standen, recht beschränkte waren. Dennoch habe ich nicht versäumt, mich zu überzeugen, daß die Ablenkung der Wurzeln durch schwache elektrische Ströme eine ganz allgemein verbreitete Erscheinung ist. Ich habe sie bei folgenden Pflanzen beobachtet: Lemna trisulca, Allium cepa, Hyacinthus orientalis, Zea Mays, Triticum vulgare, Secale cereale, Avena sativa, Hordeum vulgare, Lepidium sativum, Bassica rapa und oleracea, Pisum sativum, Phaseolus vulgaris, Lupinus hirsutus, albus, Ricinus communis, Cucurbita Pepo, Lactuca scariola, Cichorium Intybus.

Sie kommt auch bei den Kryptogamen vor. So konnte ich sie sehen bei Bacillus fluorescens, bei Pandorina morum. Ich zweifle nicht, daß die Spermatozoiden der Moose und Farne auch auf diese Weise gelenkt werden können.

Die Zahlen für die Konzentrationen der Umstimmung werden für die einzelnen Objekte gewiß verschieden ausfallen, und es wird Aufgabe weiterer Untersuchungen, diese besonders noch festzustellen.

Der spezifische Reizstoff wird bei den betreffenden Objekten jeweils eine besonders niedrige Konzentration der Wirkung und Umstimmung aufweisen.

Zusammenfassung der Resultate.

Bei den Wurzeln sind die Wirkungen starker und schwacher elektrischer Ströme zu unterscheiden. Die einen rufen Abtötungserscheinungen oder Wachstumsstörungen hervor und bewirken auf diese Weise eine Ablenkung der Wachstumsrichtung der Wurzeln. Die andern erzeugen Ablenkungen der Wachstumsrichtung der Wurzeln ohne wesentliche Störung des Wachstums.

Die Umstimmung der Wachstumsrichtung der Wurzeln ist abhängig von der Konzentration der verwendeten Lösung, wenn man nur die Wirkungen der schwachen Ströme betrachtet. Diese Umstimmung tritt bei allen geprüften Salzen ein; die Konzentration der Umstimmung aber ist von Salz zu Salz verschieden. Es ergibt sich immerhin eine Regelmäßigkeit, so daß die Wirkung der Salze auf die Wachstumsrichtung als eine additive Eigenschaft aufgefaßt werden muß, die gleich ist der Summe der Wirkung der Kationen plus Wirkung der Anionen.

Galvanotropismus und Chemotropismus der Salze sind auf gleiche Ursachen (elektrische Ströme und die damit verbundene Ionenwanderung) zurückzuführen.

Beide Erscheinungen treten in ganz allgemeiner Verbreitung bei den Phanerogamenwurzeln auf.

Es sei mir gestattet, Herrn Prof. Dr. P. Weiß, sowie seinem Assistenten Herrn Dr. J. Kunz für die zahlreichen Ratschläge, sowie für die Benutzung der Apparate des physikalischen Institutes des eidgenössischen Polytechnikums an dieser Stelle bestens zu danken.

Literaturverzeichnis.

1. J. Brunchorst, Über die Funktion der Spitze bei den Richtungsbewegungen der Wurzeln. II. Galvanotropismus. Ber. der deutschen bot. Gesellsch. 1884, Bd. II.
2. Ders., Zur Frage über den sogenannten Galvanotropismus. Bot. Zentralblatt 1885, Bd. XXIII.
3. Ders., Notizen über den Galvanotropismus. Bergens Museums Aarsberetining 1889.
4. R. Buller, Contributions to our knowledge of the physiology of the spermatozoa of ferns. Annals of Botany 1900, Bd. XIV.

5. Alfred Coehn und Wakelin Baratt, Über Galvanotaxis vom Standpunkt der physikalischen Chemie. Zeitschr. f. allg. Physiologie 1905, H. 1.
6. Elfving, Über eine Wirkung des galvanischen Stromes auf wachsende Wurzeln. Bot. Zeitung 1882.
7. Lilienfeld, Über den Chemotropismus der Wurzeln, Beih. z. bot. Zentralbl. 1905, Bd. XIX.
8. Ders., Über den Chemotropismus der Wurzeln. Vorläufige Mitteilung. Ber. d. deutschen bot. Gesellsch. 1905.
9. B. Lidfors, Über den Chemotropismus der Marchantiaspermatozoiden. Jahrb. f. wissensch. Bot. 1905.
10. J. Loeb, Zur Theorie des Galvanotropismus. Pflügers Archiv 1897, Bd. LXV; IV. Über die Ausscheidung elektropositiver Ionen an der äußeren Anodenfläche protoplasmatischer Gebilde als Ursache der Abweichungen vom Pflügerschen Erregungsgesetz von J. Loeb und S. P. Budgett.
11. J. Müller-Hettlingen, Über galvanische Erscheinungen an keimenden Samen. Pflügers Archiv f. Physiologie 1883, Bd. XXXI.
12. Nernst, Theoretische Chemie 1905, III. Aufl.
13. Newcombe und Rhodes, Chemotropism of roots. Botanical Gazette 1904, Vol. XXXVII.
14. W. Pfeffer, Lokomotorische Richtungsbewegungen durch chemische Reize. Unters. a. d. bot. Institut Tübingen 1884, Bd. I.
15. Ders., Über chemotaktische Bewegungen von Bakterien, Flagellaten und Volvocineen, Unters. a. d. bot. Institut Tübingen 1888, Bd. II.
16. W. Rothert, Beobachtungen und Betrachtungen über taktische Reizerscheinungen. Flora 1901, Bd. LXXXVII.
17. R. Sammet, Untersuchungen über Chemotropismus und verwandte Erscheinungen bei Wurzeln, Sprossen und Pilzfäden. Jahrb. f. wissensch. Botanik 1905.
18. K. Shibata, Studien über die Chemotaxis der Isoëtesspermatozoiden. Jahrb. f. Botanik 1905.

Zentrosomen bei Angiospermen?

Zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der generativen Elemente im Pollenschlauch.

Von **Max Koernicke.**

Hierzu Tafel V.

Im April- und Maiheft des vorjährigen Journal de Botanique veröffentlichte Ch. Bernard, der schon im Jahre 1900 mit Angaben über Zentrosomen bei Lilium candidum, Helosis guyanensis und Lilium Martagon in der gleichen Zeitschrift hervorgetreten war[1]), weitere Mitteilungen über Zentrosomen bei höheren Pflanzen[2]). Veranlassung zu diesen Mitteilungen gaben ihm die kritischen Bemerkungen, die ich, gestützt auf eigene Beobachtungen, gelegentlich eines Referates über seine erste Arbeit in der Botanischen Zeitung gemacht hatte[3]), ferner die in meinem in den Berichten der Deutschen botanischen Gesellschaft 1903 erschienenen Zellbericht[4]) niedergelegten, die Zentrosomen im Pflanzenreiche betreffenden Untersuchungsergebnisse.

Zu der Zeit, wo die erste Bernardsche Arbeit erschien, hatte sich als herrschende Ansicht die durchgerungen, daß individualisierte Zentrosomen den höheren Pflanzen abgehen. So war es nicht zu verwundern, daß man sich den Bernardschen Angaben gegenüber skeptisch verhielt, zumal diese nicht nur zu denen Farmers[5]) und Mottiers[6]), welche die Existenz von Zentrosomen bei höheren Pflanzen in Abrede stellten, sondern auch zu denen Guignards[7]), des Führers im Kampfe

---

1) Ch. Bernard, Recherches sur les sphères attractives chez Lilium candidum, Helosis guyanensis etc. Journal de Botanique 1900, Tome XIV, pag. 118 ff. 2 Tafeln.

2) Ders., Quelques remarques. à propos des centres kinétiques. Journal de Botanique 1905, Tome XIX, pag. 80—88, 89—97. 1 Tafel.

3) Botan. Ztg. 1901, LIX. Jahrg., II. Abt., Sp. 184—186.

4) Der heutige Stand der pflanzlichen Zellforschung, pag. (66)—(134), insbesondere pag. (82)—(95).

5) J. B. Farmer, Über Kernteilung in Lilium-Antheren, besonders in bezug auf die Zentrosomenfrage. Flora 1895, Bd. LXXX, pag. 58.

6) D. M. Mottier, Beiträge zur Kenntnis der Kernteilung in den Pollenmutterzellen einiger Dicotylen und Monocotylen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1897, Bd. XXX, pag. 169 und Ders., Über das Verhalten der Kerne bei der Entwicklung des Embryosackes und die Vorgänge bei der Befruchtung. Ebenda, Bd. XXXI, pag. 125.

7) L. Guignard, Nouvelles études sur la fécondation. Ann. des scienc. nat., Botanique 1891, Tome XIV, pag. 163.

für die Zentrosomen, im Gegensatz standen. Die Gebilde, welche Bernard beobachten konnte, erschienen keineswegs so wohlausgebildet, wie Guignard sie angab. In manchen Fällen waren sie gar nicht zu beobachten, ferner war die Zahl der Zentrosphären am Kern und die der eigentlichen Zentrosomen in der Sphäre, schließlich ihre Form und Größe verschieden[1]). Meinen Bedenken den Bernardschen Angaben gegenüber habe ich denn auch in der Botanischen Zeitung gelegentlich einer Besprechung der Arbeit des Verf. Ausdruck gegeben und ferner nach eingehendstem Studium der verschiedensten Objekte, bei welchen früher Zentrosomen angegeben worden waren, in den Berichten der Deutschen botanischen Gesellschaft die Berechtigung des Standpunktes der meisten botanischen Zytologen verfochten, daß Zentrosomen bei den höheren Pflanzen nicht existieren.

Bernard geht in seiner zweiten Arbeit auf meine Bedenken ein und hält, ohne jedoch auch jetzt einwandfrei beweiskräftiges Material vorzubringen, an seiner Behauptung fest, daß Zentrosomen bei den Angiospermen existieren.

Neben manchen Punkten, die Bernard mir vorhält, und die ich weiterhin berücksichtigen werde, gab mir besonders der, daß ich meinen Angaben keine orientierenden Abbildungen beigegeben hatte, Veranlassung, die vorliegende Mitteilung der Öffentlichkeit zu übergeben.

Ich durchmusterte wieder eingehend meine alten Präparate, färbte sie zum Teil, obgleich sie vollkommen farbenfrisch erschienen, nochmals um, durch die Angabe Bernards dazu veranlaßt, daß bei seinen in Kanadabalsam eingeschlossenen Präparaten nach einiger Zeit die Zentrosomen und das Kinoplasma die Färbung verloren hatten und im übrigen Plasma nicht mehr zu erkennen waren[2]). Außerdem zog ich zur Untersuchung noch neues, mit dem von Sprecher empfohlenen und von Bernard in seiner letzten Arbeit[3]) angegebenen Gemisch von Eisessig (1 T.) und 80prozentigem Alkohol (2 T.) fixiertes Material heran. Dieses Fixierungsmittel war bei der Herstellung von Lilium-

---

1) Des leichteren Verständnisses wegen und um Verwirrung zu vermeiden, die bei Heranziehung der mit der älteren Nomenklatur versehenen früheren Zitate unvermeidlich sich einstellen würde, halte ich es für zweckmäßig, die älteren Bezeichnungen beizubehalten, zumal sie eine klarere Vorstellung von den in ihnen enthaltenen Begriffen geben. Ich folge damit dem Vorschlage von Wilson und O. Hertwig (cfr. O. Hertwig, Allgemeine Biologie 1906, pag. 46, 47) und unterscheide im Zentralkörperkomplex Zentrosomen (= Zentralkörperchen), ferner Zentrosphären und Zentrenstrahlung = Aster = Astrosphäre.

2) A. a. O. 1905, pag. 89.

3) A. a. O. 1905, pag. 90.

präparaten durch Sprecher und Fredericksz im Chodatschen Institut zur Anwendung gekommen, Präparaten, die Bernard vorlagen und nach seiner Angabe die fraglichen Gebilde so klar wie möglich (aussi clairement que possible) zeigten. Die Tinktion geschah entweder mit Safranin allein oder mit Safranin-Gentianaviolett-Orange; ferner wurde die von Meves ausprobierte Modifikation des Eisenhämatoxylin-Färbeverfahrens, das bei der Sichtbarmachung von Zentrosomen in tierischen Zellen sich außerordentlich bewährt hatte, und Jodgrün-Fuchsin zur Färbung verwandt.

Als Untersuchungsmaterial dienten naturgemäß in erster Linie die Embryosäcke von Lilium candidum, an welchen Bernard seine Beobachtungen gemacht hatte. Bernard fand gerade die Lilium-Embryosäcke wegen ihres homogenen, dichten Zytoplasmas besonders geeignet zu seinen auf den Nachweis von Zentrosomen gerichteten Studien. Diese Gleichmäßigkeit des Plasmas ist meinen Präparaten zufolge jedoch nur in jungen Embryosackzellen, deren Kerne noch im Ruhezustand verharren, zu finden. Sobald die erste Kernteilung eingeleitet wurde, war das Auftreten mehr oder weniger zahlreicher Einschlüsse (anscheinend meist extranuklearer Nukleolen), die wohl den morphologischen Ausdruck des regen Stoffumsatzes im Plasma darstellten, zu beobachten[1]), Einschlüsse, welche mir die Wahl gerade dieses Objektes für die in Frage stehenden Untersuchungen als nicht besonders glücklich erscheinen ließen[2]). Relativ günstigere Verhältnisse hätte Bernard in der Pollenmutterzelle vorgefunden und ist es zu verwundern, daß Bernard, wenn er seinen Zentrosomen-Angaben in der neuen Arbeit besonderes Gewicht geben wollte, nicht wenigstens diese noch in den Kreis der Untersuchungen hineingezogen hat, ein Objekt, welches auch schon durch die geringere Menge des auf Zentrosomen zu durchforschenden Plasmas sich zur Untersuchung empfiehlt, dessen Nachuntersuchung zudem durch die nach den früheren Angaben von Guignard[3]) unterdes von Yamanouchi[4]) gemachten neueren besonderes Interesse gehabt hätte.

---

1) Ich verweise zur Orientierung hierüber auf die nach Photographien hergestellten Abbildungen (Fig. 35, 36), welche Coulter und Chamberlain in ihrer „Morphology of Angiosperms", New York 1903, geben.

2) Vergl. auch die Angaben und Abbildungen von M. und P. Bouin, welche die verschiedensten Bildungen in den Embryosackmutterzellen der Liliaceen schildern. Sur la présence de filaments particuliers dans le protoplasme de la cellule-mère du sac embryonnaire des Liliacees. Bibliographie anatomique 1898.

3) L. Guignard, a. a. O. 1891, pag. 173 ff.

4) S. Yamanouchi, Einige Beobachtungen über die Zentrosomen in den Pollenmutterzellen von Lilium longiflorum. Vorläufige Mitteilung. Beih. z. Botan. Zentralbl. 1901, Bd. X, pag. 301 ff.

Was meine nach Erscheinen der zweiten Bernardschen Arbeit zunächst an den Embryosäcken von Lilium candidum von neuem aufgenommenen Untersuchungen angeht, so war es mir, um das Resultat gleich vorneweg zu nehmen, auch dieses Mal in keinem Fall möglich, individualisierte Zentrosomen zu entdecken, trotz Häufung des Materials, trotzdem ich ferner einem anderen Standort als damals die Blütenschäfte entnahm und beim Einlegen Variationen eintreten ließ, indem ich bald bei trübem, bald bei sonnigem, bald morgens, bald mittags und abends die Fruchtknoten fixierte. Die neu gewonnenen Untersuchungsergebnisse deckten sich mit den von mir in den Berichten der Deutschen botanischen Gesellschaft[1]) vor drei Jahren niedergelegten vollkommen. Wie damals erschienen die Embryosackmutterzellen verhältnismäßig lang. Auch in meinen neu angefertigten Präparaten ließ sich die Beobachtung machen, daß in weitaus den meisten Fällen die Spindelfiguren des ersten Teilungsschritts sich schräg zur Längsachse der Zellen (Tafel V, Fig. 1, 2, 3), manchmal fast senkrecht zu ihr gestellt hatten und so mit ihren Polen bald die seitlichen Hautschichten erreichten. Die Fixierung der Spindelfigur im Zellplasma, die nach Bernard durch Zentrosomen bewirkt wird, war somit meinen Beobachtungen zufolge durch Inserieren der Spindelpole in der Hautschicht der Embryosackmutterzelle bewirkt.

Wie verbreitet dieser Modus der Verankerung der Spindel in langgestreckten Embryosackmutterzellen, also der durch Schrägstellung der Spindelfigur an ihnen ermöglichte Anschluß der Spindelpole an die Hautschicht, bei den Angiospermen ist, lehrten mich neben den Präparaten, die ich daraufhin revidierte, auch die von den verschiedensten Autoren gegebenen Abbildungen. In meinen Präparaten fand sich das erwähnte Verhalten der Spindel noch in den Embryosackmutterzellen bezw. deren direkten Nachkommen von Yucca filamentosa, Iris germanica und Podophyllum peltatum. Nach den Abbildungen von Schniewind-Thies[2]) zeigt sich das gleiche bei Galtonia candicans, nach Lloyd[3]) bei Diodia teres, nach Coulter und Chamberlain[4]) bei Trillium recurvatum,

---

1) l. c. 1903, pag. (87) ff.

2) J. Schniewind-Thies, Die Reduktion der Chromosomenzahl und die ihr folgenden Kernteilungen in den Embryosackmutterzellen der Angiospermen. Jena 1901, Taf. I, Fig. 14, 21.

3) Fr. E. Lloyd, The comparative Embryology of the Rubiaceae. Mem. of the Torrey botan. Club., Vol. VIII, No. 1, Pt. 2, 1902, Taf. XII, Fig. 17.

4) J. M. Coulter und Ch. J. Chamberlain, Morphology of Angiosperms, New York 1903, pag. 72, Fig. 28 B. C.

nach Wylie[1]) bei Elodea canadensis, um nur einige mir gerade in Erinnerung kommende Fälle zu nennen.

Ich schrieb damals: „Nach Fällen, wo die Längsachse der Spindel annähernd mit der der Zellen zusammenfiel, solchen Fällen also, die Bernard abbildet, mußte lange gesucht werden[2])". Hierauf möchte ich nur kurz hinweisen, da Bernard mir eine Angabe zuschreibt[3]), wonach ich niemals Spindeln gesehen hätte, die parallel zur Längsachse des Embryosacks situiert gewesen wären[4]). Ich war auf derartige sich in meinen Präparaten nur selten mir darbietende Fälle weiter eingegangen[5]) und hatte angegeben, daß die Spindelendigungen dort anders wie in den Bernardschen Figuren erschienen, indem die Pole sich scharf zugespitzt zeigten. Ich hegte die Vermutung, daß noch feine Fäden von ihnen aus weiter bis zur Hautschicht verliefen, um dort zu inserieren, eine Vermutung, die um so berechtigter erschien, als die Spindelpole nach der Seite, wo die nächst erreichbare Hautschicht lag, sich gekrümmt zeigten. Es handelte sich dabei immer um Spindelfiguren im Metaphasenstadium der Kernteilung. Bei der Wiederaufnahme des Studiums der zahlreichen alten und neuen Präparate, bei der ich auf die Lagerung der Spindel besonders mein Augenmerk richten mußte, weil Bernard, umgekehrt wie ich, nur mit seltenen Ausnahmen die erste Spindelfigur im Embryosack von Lilium parallel zur Längsachse der Zelle orientiert fand, ließ sich zudem noch konstatieren, daß in der Mehrzahl der seltenen Bilder, wo die Längsachse der Spindel mit der der Embryosackzelle zusammenzufallen schien, Fälle vorlagen, in denen die C- oder Sförmig gekrümmte Spindel nicht in Profilstellung, sondern in Flächenansicht sich präsentierte. Die Spindelendigungen wandten sich dabei entweder beide vom Beschauer ab (Tafel V, Fig. 4)[6]), oder beide ihm zu, oder das eine Ende war nach

---

1) R. B. Wylie, The Morphology of Elodea canadensis. Botan. Gaz. 1904, Vol. XXXVII, Taf. II, Fig. 27.

2) l. c. 1903, pag. (91).

3) l. c. 1905, pag. 92.

4) pag. 83, gelegentlich der Inhaltsangabe meiner Arbeit berichtet Bernard jedoch richtig: „Il affirme y avoir rarement vu les fuseaux" . . . etc. etc.

5) l. c. 1903, pag. (91).

6) Ein derartiger Fall liegt aller Wahrscheinlichkeit in den in Fig. 36 E des Werkes von Coulter und Chamberlain „Morphology of Angiosperms" und in Fig. 76 von Chamberlain, „Methods in Plant Histology", 2. Auflage, Chicago 1905, pag. 219, dargestellten Embryosäcken von Lilium philadelphicum vor, worauf ich besonders hinweisen möchte, da die Bilder nach Photographien reproduziert wurden.

oben, das andere nach unten zu gekehrt, um wohl an den entsprechenden Hautschichten seine Ansatzstelle zu finden. Mittlere Lamellen aus Embryosackzellen mit derartig gelagerten Spindeln konnten so leicht das Bild einer parallel zur Längsachse der Zelle gerichteten Spindel vortäuschen (Tafel V, Fig. 4), zumal die in den benachbarten Schnitten vorliegenden Spindelenden oft nur bei eingehendster Beobachtung und bei exzellent gefärbten Präparaten deutlich sich präsentierten; hatte doch das Messer sie in den meisten Fällen, namentlich dann, wenn sie besonders scharf nach oben oder unten abbogen, fast quer getroffen. Vielleicht lassen sich auf die Beobachtung derartiger Mittellamellen aus gebogenen Spindeln die relativ stumpfen Pole erklären, welche die von Bernard abgebildeten Spindeln besitzen, vielleicht sogar auch die Zentrosomenbilder, mit welchen diese Pole geschmückt sind. Haben wir doch hier einen ähnlichen Fall der gekrümmten Spindelform vor uns, wie ihn Guignard seinerzeit bei Nymphaea in den Pollenmutterzellen fand und abbildete[1]). Guignard wollte damals den kleinen Körperchen, die er an den Spindelpolen dort antraf, bezw. Körnchen, aus welchen die Spindelenden bestanden, Zentrosomennatur zugesprochen wissen, wogegen sich Strasburger[2]), gestützt auf eigene Beobachtungen, wandte. Gelegentlich der Schilderung der in sich teilenden Pollenmutterzellen von Nymphaea vorliegenden Verhältnisse berücksichtigte Strasburger auch die Fälle, wo ein dem Beobachter zugekehrtes Ende einer gekrümmten Spindel durchgeschnitten worden war; da konnte diese Stelle als ein stärker lichtbrechendes Korn erscheinen[3]). Sollte Bernard nicht auch bei manchen seiner „Centres kinétiques“ mit derartigen Fällen zu tun gehabt haben und so einer Täuschung zum Opfer gefallen sein, die bei der geringen Größe der fraglichen Gebilde so leicht möglich ist? Bernards Abbildungen lassen allerdings in diesem Punkte keine Entscheidung zu.

Dagegen, daß extranukleare Nukleolen ihm Zentrosomen vorgetäuscht haben, verwahrt sich Bernard ausdrücklich. Immerhin erscheint es auffallend, daß die meisten von ihm gegebenen Abbildungen Anaphasen, bezw. Telophasen der Kernteilung darstellen, Zustände, mit denen bekannterweise gerade bei Liliazeen ein besonders starkes Auftreten extra-

---

1) L. Guignard, Les centres cinétiques chez les végétaux. Ann. des sc. natur., Botanique 1898, VIII. Sér., T. VI, pag. 184, Taf. 9.

2) E. Strasburger, Über Reduktionsteilung, Spindelbildung, Zentrosomen und Cilienbildner im Pflanzenreich. Jena 1900, pag. 158 ff.

3) E. Strasburger, l. c. 1900, pag. 161.

nuklearer Nukleolen, die irreleiten konnten, verknüpft ist. Von Nukleolen sollen sich nach Bernard die Zentrosomen durch ein bestimmtes Lichtbrechungsvermögen unterscheiden, ferner durch die Eigenschaft, bald ihre Färbung zu verlieren, während die Nukleolen, wie die Revision 6 Jahre alter Präparate ergab, auch dann noch lebhaft gefärbt hervortraten. Neben den Zentrosomen sollen auch Spindelfasern, Strahlungsfasern und das Kinoplasma (les filaments du fuseau, les rayons de l'aster, le kinoplasma)[1]) sehr schnell ihre Färbung verlieren und nicht mehr zu unterscheiden sein. Diese Angabe war mir insofern auffällig, als in den vor nunmehr über 10 Jahren im Bonner Botanischen Institut mit Safranin-Gentianaviolett-Orange gefärbten Präparaten die kinoplasmatischen Bestandteile noch jetzt in unverminderter Klarheit sich beobachten lassen, eine Tatsache, die doch für die Güte der im hiesigen Institut geübten Färbetechnik spricht. Diese Färbetechnik ist derartig an den verschiedensten Objekten von den verschiedensten Forschern im Institut durchprobiert und vervollkommnet worden, daß man bei den verschiedenen Variationen auch bei Angiospermen doch einmal von ihr das Hervorbringen selbst so kleiner Körper, wie Zentrosomen, erwarten mußte, falls diese vorhanden waren. Und in der Tat zeigten sich ja die im Verhältnis zu den Körpern, welche Bernard als „Centres kinétiques" deutet, viel kleineren Zentrosomen oder zentrosomartigen Gebilde bei niederen Pflanzen deutlich nach Anwendung unserer Färbemethoden — ebenfalls die Blepharoplasten bei Cycadeen — und haben zudem bis auf den heutigen Tag in unseren Präparaten ihre Färbung beibehalten.

Neben extranuklearen Nukleolen finden sich namentlich in älteren Embryosäcken von Lilium oft auch Körper vor, deren Bildung wohl auf den regen Umsatz der zum Embryosack geleiteten Nährstoffe sich zurückführen läßt. Ich habe diese Körper gelegentlich meiner früheren, die Bernardschen Angaben diskutierenden Mitteilungen[2]) schon beschrieben, muß jedoch jetzt, nach Erscheinen der zweiten Bernardschen Arbeit, nochmals darauf eingehen. „Neben den Polkernen bezw. dem sekundären Embryosackkern befanden sich ein oder mehrere Körper, von welchen jeder mit einer filzigen Plasmaschicht umhüllt war (Taf. V,

---

1) cf. pag. 89 des 2. Bernardschen Aufsatzes. Es sei bemerkt, daß die Fasergebilde der Spindel und Polstrahlungen kinoplasmatische Bestandteile darstellen, weshalb die Zufügung des „Kinoplasma" verwunderlich erscheint.

2) Botan. Ztg. 1901, a. a. O., Sp. 185 und Ber. der Deutschen Bot. Gesellschaft 1903, a. a. O., pag. (92).

Fig. 6). Dieselben Körper fanden sich auch frei im Plasma vor (Taf. V, Fig. 7). Sie waren, wie sich aus der Färbung und dem Verhalten gegen Reagentien entnehmen ließ, keine Nukleolen, sondern irgendwelche andere überschüssige Stoffe, die sich vielleicht in kleinen Vakuolen resp. Alveolen gesammelt hatten und durch eine dichte Plasmaschicht gegen die Umgebung abgegrenzt worden waren. Höchstwahrscheinlich waren es fett- oder ölhaltige Substanzen, da sie durch die Osmiumsäure enthaltenden Fixierungsmittel geschwärzt waren.“ Mit Wasserstoffsuperoxyd konnte die Schwärzung des Inhalts beseitigt werden (Taf. V, Fig. 8). Dies geschah z. B. in einem der hier und da zu beobachtenden Fälle, wo zwei dieser Körper von einer gemeinsamen Hülle umgeben waren und so Bilder boten, die Teilungsfiguren von Zentrosomen vortäuschen konnten (Taf. V, Fig. 9). An einen dieser eben geschilderten Körper erinnerte in etwas der Kern in Fig. 4, Taf. IV des ersten Bernardschen Aufsatzes, worauf ich denn auch hinwies[1]), erinnern auch bis auf die Strahlungen, die ich nie bei den von mir beobachteten Körpern konstatieren konnte, in gewissem Grade manche Bilder auf Taf. III der neuen Bernardschen Arbeit. Bernard bedauert gerade bei diesem Punkte das Fehlen von begleitenden Illustrationen in meinen bisherigen Mitteilungen, weshalb ich in den Figuren 6, 7, 8, 9 die fraglichen Körper vorführen möchte.

In den Bildern, die Bernard seiner letzten Arbeit beifügt, sind die Zentrosomen einmal mit, das andere Mal ohne Strahlung abgebildet. Bei einigen Figuren (13, 15, Taf. III) werden von dem ganzen Kernwandkreis ausstrahlende Fasern wiedergegeben bis auf die Stelle, wo die Zentrosomen in einer dichteren Plasmaansammlung liegen. In den meisten Fällen geht aber gerade von den Zentrosomen bezw. von der sie umgebenden dichten Plasmaansammlung ein stark ausgebildetes Faserstrahlungssystem aus. Auf das sich daraus ergebende verschiedene Verhalten geht Bernard jedoch nicht ein. Ich selbst habe in den Embryosäcken von Lilium candidum schön ausgebildete, in gleichmäßiger Verteilung vom ganzen Kernumkreis ausgehende Strahlungen, deren Fasern zum Teil die seitlichen Hautschichten erreichen und so zur Fixierung der Teilungsfigur im Zellplasma beitragen konnten, immer vom Beginn der Tochterkernbildung an (Taf. V, Fig. 5) bis zur Fertigstellung des ruhenden Zustandes des Tochterkerns beobachten können. Sie traten weiterhin zu Beginn der nächsten Spindelbildung besonders deutlich wieder hervor und fanden bei dem Aufbau des Spindelkörpers Verwendung.

1) Botan. Ztg. 1901, a. a. O. Sp. 185 und Ber. d. deutsch. Gesellsch. 1903, a. a. O. pag. (92).

Dabei war nie zu bemerken, daß an einer Stelle der Kernwand der Strahlenkreis unterbrochen gewesen wäre, wodurch sich ein Anhaltspunkt dafür hätte gewinnen lassen, daß an dieser Stelle doch ein durch die Färbung nicht zur Sichtbarkeit gebrachtes Zentrosom gelegen hätte. Ebenfalls fand ich nie die Strahlungsfasern auf eine Stelle der Kernwand hin gerichtet, den Ort verratend, wo ein Zentrosom sich hätte verborgen halten können. So ließen sich auch in den nächstfolgenden Phasen der Kernteilung keine Zentrosomen entdecken; die Spindelbildung und -entwicklung ging in der seit den Mottier'schen Untersuchungen [1]) für die Lilien bekannten Weise von statten.

Daß Bernard sich nicht die Mühe nahm, uns mit dem Verhalten der Zentrosomen vom Beginn der Karyokinese durch alle Teilungsstadien hindurch bis zum Beginn der nächsten im Zusammenhang bekannt zu machen, halte ich im Interesse der Klärung der Frage für sehr bedauerlich. Vor allem vermißt man Angaben über den Beginn der Kernteilung, wo sich den übrigen Angaben darüber zufolge die Centrosomen, falls vorhanden, besonders deutlich hätten zeigen müssen, und über das Verhalten des Zentrosoms bei der damit verknüpften Spindelbildung. Durch eine die aufeinanderfolgenden Zustände lückenlos in sich fassende Untersuchung hätte Bernard doch, wenn sie positiven Erfolg gehabt hätte, am ehesten eine Stütze für die Zentrosomennatur der von ihm beschriebenen Körper gewonnen. Das war der Grund, weshalb ich auch früher bedauerte, daß Bernard seine Untersuchungen nicht nach der genannten Richtung ausgedehnt hatte. Ich glaube nicht, daß die Begründung, welche er mir entgegenhält, und deren Inhalt der ist, daß er sich eben bloß auf die Feststellung des Vorhandenseins bezw. Nichtvorhandenseins dieser Körper habe beschränken wollen, stichhaltig ist und diese Unterlassung rechtfertigt. Heute wie damals, als seine erste Arbeit erschien, ist die Sachlage die, daß fast die Gesamtheit der botanischen Zytologen ein Nichtvorhandensein von individualisierten Zentrosomen bei den Angiospermen annimmt. Dem mußte Rechnung getragen werden, indem möglichst intensiv nach allen Seiten hin der Gegenstand durchgearbeitet wurde, wenn die Angaben hätten überzeugend wirken sollen; und wenn Bernard vorbringt, daß u. a. die geringe Größe der Körper einer Untersuchung nach der von mir gewünschten Richtung hinderlich im Wege stehen würde, so weise ich nur auf die seinen beiden Abhandlungen beigefügten Figuren hin, in welchen beträchtlich größere Körper wiedergegeben sind, als sie z. B.

---

1) l. c. 1897, 1898.

in den Abhandlungen von Strasburger[1]), Swingle[2]) und Mottier[3]), die bei verschiedenen Algen das Verhalten der Zentrosomen bei der Teilung der Kerne in intensivster Weise verfolgen konnten, zu finden sind.

Von besonderem Wert wäre es, wie schon eingangs betont, unter den vorliegenden Umständen auch gewesen, wenn Bernard seine Untersuchungen auch auf die Pollenmutterzellen ausgedehnt hätte. Dort sind die Verhältnisse schon aus dem Grunde leichter zu kontrollieren, daß der nach Zentrosomen zu durchforschende Plasmaleib hier geringere Dimensionen aufweist als in den Embryosäcken, welche gerade bei den Liliazeen eine auffallend große Plasmamenge einschließen. Besondere Veranlassung zur Ausdehnung seiner Untersuchung auf diese Zellen hätten neben meinen Angaben[4]) auch die von Yamanouchi ein Jahr nach der ersten Bernardschen Arbeit veröffentlichten Mitteilungen über Zentrosomen in den Pollenmutterzellen von Lilium longiflorum gegeben[5]). Yamanouchi konnte bei diesem Objekt nicht in allen Stadien der Kernteilung Zentrosomen beobachten. Die Gebilde traten ferner, nach den Abbildungen zu urteilen, welche Yamanouchi beigibt, nicht in bestimmter Form auf.

Ich hatte damals, schon bevor die Angaben von Yamanouchi veröffentlicht waren, Veranlassung genommen, die Pollenmutterzellen von Lilium Martagon auf das Vorhandensein von Zentrosomen hin zu prüfen. Auf dem im Mai 1901 in Bonn tagenden Anatomenkongreß war mir Gelegenheit geboten, Einblick in die nach einer besonderen Modifikation des Eisen-Hämatoxylin-Färbeverfahrens tingierten Präparate von F. Meves zu tun, der diese Färbemethode[6]) ausgebildet hatte. Die Präparate enthielten spermatogene Zellen einer Süßwasserschnecke (Paludina vivipara), in welchen die winzigen Zentrosomen mit überraschender Deutlichkeit durch die genannte Färbung hervorgebracht waren. Meves hatte die große Liebenswürdigkeit, mich bald darauf im Kieler ana-

---

1) E. Strasburger, Kernteilung und Befruchtung bei Fucus. Jahrbücher f. wissenschaftl. Bot. 1897, Bd. XXX, pag. 351 ff.

2) W. Swingle, Zur Kenntnis der Kern- und Zellteilung bei den Sphacelariazeen. Ebenda, pag. 297 ff.

3) D. M. Mottier, Nuclear and Cell division in Dictyota dichotoma. Ann. of Botany. Vol. XIV, pag. 163 ff.

4) Ber. d. Deutschen bot. Gesellsch. 1903, pag. (88).

5) S. Yamanouchi, Einige Beobachtungen über die Zentrosomen in den Pollenmutterzellen von Lilium longiflorum. Beih. z. bot. Zentralbl. 1901, Bd. X, pag. 301 ff.

6) Genaueres über diese Färbemethode findet sich in der IV. Auflage des großen Botanischen Praktikums von E. Strasburger, 1902, pag. 70.

tomischen Institut mit seiner Färbetechnik vertraut zu machen, die ich zunächst bei den Pollenmutterzellen von Lilium Martagon in Anwendung brachte. Die Untersuchung fiel negativ aus. Zentrosomen waren auf keinem Stadium der Kernteilung sichtbar zu machen. Als die Arbeit Yamanouchis erschien, zog ich dann auch Lilium longiflorum in den Kreis der Untersuchung, mit demselben negativen Ergebnis. Die Bilder, welche sich bei der erneuten Revision meiner früheren und auch der neu hergestellten Präparate, bei deren Herstellung auch Lilium candidum berücksichtigt wurde, präsentierten, erschienen mir ebenso wie damals (vergl. Tafel V, Fig. 10—15). „Es war an ruhenden, wie an den sich teilenden Kernen nichts von Zentrosomen zu entdecken. Der ganze den Kern umgebende Zytoplast wurde systematisch nach den Körperchen durchforscht — mit negativem Erfolg. Ganz besondere Aufmerksamkeit wurde dem Stadium der Spindelanlage bei der ersten Teilung geschenkt. Man findet hier jene oft beschriebenen und abgebildeten multipolaren Spindeln vor, aus deren Mehrpoligkeit verschiedentlich der Schluß auf das Nichtvorhandensein von Zentrosomen gezogen wurde. Die von Meves[1]) über die Entwicklung der sogenannten wurmförmigen Samenfäden von Paludina vivipara gemachten Beobachtungen räumten diesen Einwand hinweg. Es traten Meves in den Spermatiden dieser Süßwasserschnecke mehrpolige Spindelanlagen entgegen, von denen jeder Pol mit einem Zentrosom versehen war. Die einzelnen Zentrosomen traten später bei Bildung der zweipoligen Spindel an zwei entgegengesetzten Punkten der Zellperipherie zusammen. Trotz eifrigsten Suchens konnte ich auch in den mit Eisenhämatoxylin tingierten Präparaten kein einziges zentrosomähnliches Gebilde an den Polen antreffen. Auch an der fertigen zweipoligen Spindel war nichts davon zu finden. Die Spindelpole endigten immer in der Hautschicht[2]). Sie waren öfters in mehrere Spitzen gespalten, die sich hier und da kreuzen

---

1) In den Mitteilungen für den Verein Schleswig-Holstein. Ärzte, Jahrg. X, No. 1, 1901, ferner in den Verhandlungen der anatom. Gesellsch., 15. Versamml. in Bonn 1901 und im Archiv für mikroskop. Anatomie und Entwicklungsgeschichte, Bd. LXI, 1902.

2) Das gleiche läßt sich auch aus einem Teil der Figuren ersehen, die Mottier l. c. 1897 besonders auf Tafel IV gibt; ferner, um nur Lilium zu berücksichtigen aus Ch. E. Allen, Nuclear Division in the Pollen-Mothercells of Lilium canadense, Ann. of Bot., Vol. XIX 1905, Taf. VIII, Fig. 56. — Über die verschiedenen Modi der Fixierung des Spindelkörpers im Zellplasma der verschiedensten Pflanzen macht E. Strasburger in seinem Buch über Reduktionsteilung, Spindelbildung, Zentrosomen und Cilienbildner im Pflanzenreich, Jena 1900, pag. 144 ff. eingehende Mitteilungen. Vergl. diese und die zugehörigen Figuren.

konnten (Fig. 12, 13, 14); oft bogen sich die Spindelenden und liefen der Hautschicht entlang, ohne jedoch nach einem Zentrosom hin gerichtet zu sein. Eine Endigung der Spindelpole, zumal in solcher Entfernung von der Hautschicht, wie sie Guignard für Lilium Martagon, Yamanouchi für Lilium longiflorum abbildete, war niemals zu beobachten, Zentrosomen infolgedessen auch an diesen Stellen nicht nachzuweisen. In den Anaphasen der ersten Teilung konnten wohl hier und da einige der gewöhnlich in diesem Stadium auftretenden, extranuklearen Nukleolen in der Nähe der Pole liegen, doch waren sie immer sofort als solche zu erkennen. An den Kernteilungsfiguren der zweiten Teilung lagen die Kerne der Regel nach so dicht der Hautschicht angeschmiegt, daß ein Zentrosom höchstens in einer Vertiefung der Kernoberfläche hätte Platz finden können". Bei der diesen letzten Punkt ebenfalls eingehend berücksichtigenden erneuten Untersuchung ließen sich aber aus dem Studium der aufeinanderfolgenden Schnitte durch die Kerne keine Anhaltspunkte dafür gewinnen. Wohl zeigten die Kerne hier und da an ihrer der Hautschicht genäherten Seite entsprechend der Lagerung der bei ihrer Bildung zusammengetretenen Tochterchromosomen an den Polen eine Vertiefung, so daß der Kernausschnitt nierenförmig erschien; ein Körperchen war jedoch in der Vertiefung nicht zu bemerken.

Alles dies, besonders aber die Feststellung des Umstandes, daß die Spindelpole die Hautschicht erreichen und in ihr fixiert sind, läßt die Annahme eines Vorhandenseins von Zentrosomen, zum mindesten an den Stellen, wo Yamanouchi sie zeichnete, als nicht zutreffend erscheinen. Vielleicht ist auch das Nichterscheinen der ausführlichen Arbeit, die Yamanouchi vor 5 Jahren in Aussicht stellte, darauf zurückzuführen, daß dem Verfasser unterdes selbst Zweifel an der Zentrosomennatur der Körperchen gekommen sind, „welche unzweifelhaft den Zentrosomen von Guignard entsprechen"[1]).

Ich würde mich auf die gemachten Angaben und Abbildungen beschränken können, weil in ihnen jene Elemente in ausgedehnter Weise behandelt worden sind, Embryosäcke und Pollenmutterzellen von Lilium, die Bernard und Yamanouchi als Untersuchungsobjekte verwerteten. Doch glaube ich der Sache zu dienen, wenn ich meine weiteren früher und auch neuerdings wieder an Lilien[2]) gemachten Beobachtungen anschließe, zumal mir dadurch Gelegenheit gegeben wird, meine Angaben,

1) Yamanouchi, l. c. pag. 302.

2) Über die Revision der Verhältnisse bei anderen Pflanzen, für die früher ebenfalls Zentrosomen angegeben worden waren, vergleiche man die entsprechenden Stellen in meinem Bericht von 1903, pag. (90) ff.

die früher ohne Figuren erscheinen mußten, mit erläuternden Abbildungen zu versehen.

Als ich mich vor ca. 6 Jahren mit der Zentrosomenfrage beschäftigte, glaubte ich es nicht unterlassen zu dürfen, die generative Zelle im Pollenkorn, die aufeinanderfolgenden Stadien ihrer Teilung und deren Produkte auf die fraglichen Gebilde hin zu prüfen. Es leitete mich bei der Aufnahme dieser Untersuchung zunächst die Erinnerung an die Tatsache, daß es auf tierischem Gebiet die den generativen Zellen entsprechenden Spermatozoiden sind, die im Befruchtungsakt das bei der Teilung des Keimkerns in Funktion tretende Zentrosom in das zentrosomlose Ei einführen. Zudem winkte die Möglichkeit der Aussicht, Anknüpfungspunkte für die richtige Deutung jener als Blepharoplasten bezeichneten Gebilde zu gewinnen, die sich bei den entsprechenden Elementen der Pteridophyten und einiger Gymnospermen vorfanden und denen von verschiedenen Seiten Zentrosomennatur zugesprochen worden war.

Ich fand „die linsen- resp. halbmondförmige, generative Zelle im Pollenkorn von Lilium Martagon und Lilium speciosum, welche auf diesen Punkt hin untersucht wurde", „anfangs dicht mit Plasma erfüllt, das sich, wie das auch schon Mottier[1]) angab, bei gut gelungenen, mit Safranin-Gentianaviolett-Orange gefärbten Schnitten" im Gegensatz zu dem übrigen hellbräunlich erscheinenden Plasma des Pollenkorns „rein violettblau tingiert und so seine kinoplasmatische Natur anzeigt. Schon vor, besonders deutlich aber bei der Keimung des Pollenkorns", womit eine Größenzunahme der generativen Zellen und eine Auflockerung ihres Plasmas verknüpft ist, „treten in ihrem Innern regelmäßig rundliche, meist aber in die Länge gezogene, stäbchenförmige, in der Färbung sich wie Nukleolen verhaltende Körperchen auf und zwar oft in großer Menge (Taf. V, Fig. 16). Auch Mottier fielen diese auf. Er teilt darüber folgendes mit[2]): „„Im Zytoplasma der generativen Zellen können oft ein oder mehrere Körper beobachtet werden, die sich ganz wie extranukleare Nukleolen färben, was sie in der Tat auch sind. Zwei derselben können nebeneinander in der Nähe des Kerns oder getrennt an entgegengesetzten Seiten derselben liegen; schließlich können sie beliebig in der halbmondförmigen Plasmamasse verteilt sein. Wenn diese extranuklearen Nukleolen nahe am Kern liegen, könnte es einem unerfahrenen Beobachter den Anschein erwecken, als wären

1) D. M. Mottier, Über das Verhalten der Kerne bei der Entwicklung des Embryosacks und die Vorgänge bei der Befruchtung. Jahrb. f. wissenschaftl. Bot., Bd. XXXI, pag. 146.

2) Ebenda pag. 146.

Zentrosomen vorhanden"". „Außer diesen Nukleolen waren am generativen Kern sowohl vor, wie nach der Keimung keine Körperchen zu entdecken, die als Zentrosomen hätten gedeutet werden können. Auch die verschiedensten Modifikationen der Heidenhainschen Eisenhämatoxylin-Methode, die ich anwandte, konnten keine derartigen Gebilde sichtbar machen." —

Verfolgen wir weiter das Verhalten der im Plasma des den Griffelkanal herabwachsenden Pollenschlauchs eingebetteten generativen Zelle. Sie nimmt zunächst weiter an Größe zu, wobei ihre Kontur undeutlich wird. Ihr Kern tritt, sich stark in die Länge streckend, in die Prophasen ein[1]), ohne daß an ihm irgend ein Zentrosom sich bemerkbar macht. Bei dem nun folgenden Spindelstadium (Taf. V, Fig. 17) verlaufen die sehr zart ausgebildeten Spindelfasern im Plasma, ohne ebenfalls polwärts auf ein Zentrosom zu treffen. Vielleicht heften sie sich auch hier an die Hautschicht der Zelle, was aber mit Gewißheit nicht zu konstatieren war, da zu dieser Zeit nur noch andeutungsweise etwas von Umrissen der generativen Zelle zu beobachten ist (vergl. Taf. V, Fig. 17 bei g. Z.). Weil, wenn überhaupt, so nur eine zarte Zellplatte im Äquator der Figur weiterhin angelegt wird (Taf. V, Fig. 18, bes. 19), die zudem bald schwindet, so kommen die aus der Teilung hervorgehenden beiden Tochterkerne nicht in je einer zu einer generativen Zelle abgegrenzten eigenen Plasmamasse zu liegen (Taf. V, Fig. 20). Ich habe in zahlreichen Fällen die generativen Tochterkerne im Pollenschlauch beobachten, doch nur einmal eine auf Zellteilung zurückzuführende Unterbrechung der zwischen beiden liegenden Plasmamenge beobachten können. Dieser Fall ließe, falls kein Kunstprodukt vorliegt, die Annahme zu, daß vielleicht doch zunächst, wenn nicht überall, so doch hier und da, die Zellplattenbildung durchgeführt wird und eine Trennung des Plasmas stattfindet, daß jedoch später sich die Grenzen verwischen, wobei sich in der Regel das zwischen beiden Kernen liegende Zytoplasma vollkommen gleichmäßig verteilt findet. Es finden sich auch späterhin die zur Pollenschlauchspitze vorgedrungenen, schon die gewundene Wurmform zeigenden generativen Kerne in einer gemeinsamen Plasmamasse vor (Taf. V, Fig. 21), in der sich keine Differenzierung zwischen dem der ur-

1) Der generative Kern ging also, wie das auch seit Guignards Untersuchungen für Lilium Martagon bekannt ist, erst im Pollenschlauch seine Teilung ein. Fälle, wie die von Ch. J. Chamberlain, zuletzt in Coulter und Chamberlain, Morphology of Angiosperms, pag. 134, für Lilium auratum und L. tigrinum angegebenen, wo schon im Pollenkorn der generative Kern seine Teilung durchführt, wobei übrigens die generative Zelle ungeteilt bleibt, sind mir bei den von mir untersuchten Lilien nicht entgegengetreten.

sprünglichen generativen und der vegetativen Zelle angehörenden Zytoplasma, ebenfalls keine zentrosom- bezw. blepharoplastenähnlichen Bildungen erkennen lassen.

Die hier vorliegenden, das Verhalten der generativen Zelle im Pollenschlauch betreffenden Untersuchungsergebnisse weichen neben der Feststellung des Fehlens der Zentrosomen in gewissem Maße von denen Guignards, dem wir die bekannte eingehende Schilderung der im Pollenschlauche von Lilium sich abspielenden Vorgänge verdanken [1]), ab. Scharf umrissene generative Zellen, wie sie Guignard im Jahre 1891 beim Pollenschlauch von Lilium Martagon und Fritillaria abbildete (cf. Taf. XI, Fig. 35, 36), sind mir nicht entgegengetreten. Es ließ sich nicht an den generativen Kernen, die übrigens schon kurz nach der Teilung eine beträchtliche Länge erreichen, die zarte Hülle von Plasma beobachten, welche auch nach den neueren Angaben von Guignard noch nach Eintritt des Pollenschlauchs in den Embryosack bei Lilium die generativen Kerne hier und da umgeben, die aber etwas später nicht mehr zu erkennen sein soll [3]). Vielmehr liegt bei Lilium wohl ein ähnlicher Fall vor, wie ihn Guignard für Tulipa angegeben hat [4]), wobei

1) Ähnlich verhält sich den älteren Angaben zufolge, die Strasburger in seinen Neuen Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen im Jahre 1884 (S. 16) machte, u. a. Convallaria, Polygonatum. Da ist der in den Pollenschlauch eingewanderte generative Kern, wenn er in Teilung eintritt, nicht mehr in einer besonderen Zelle eingeschlossen, sondern liegt frei im Schlauchplasma.

2) L. Guignard, 1891 l. c. pag. 176 ff.

3) L. Guignard, Sur les anthérozoides et la double copulation sexuelle chez les végétaux angiospermes. Revue générale de Botanique 1899, T. XI, pag. 131, und Les découvertes récentes sur la fécondation chez les végétaux angiospermes. Cinquantenaire de la société de Biologie. Paris 1899, p. 191. Auch Miß Sargant gibt eine eigene zytoplasmatische Hülle für jeden der beiden generativen Kerne im Pollenschlauch an; doch erscheint mir diese Angabe nach einem Blick auf die wenig klare und anscheinend einen in Desorganisation befindlichen Pollenschlauch darstellende Abbildung (Fig. 34) nicht genügend fundiert, zumal wenn wir noch Fig. 33 berücksichtigen, wo um den in Teilung begriffenen primären generativen Kern eine bestimmte, ihm zukommende Plasmamenge nicht abgegrenzt ist. E. Sargant, The formation of the sexual nuclei in Lilium Martagon: II. Spermatogenesis. Ann. of Botany 1897, Vol. XI, pag. 213, Taf. XI.

4) L. Guignard, L'appareil sexuel et la double fécondation dans les Tulipes. Ann. des sc. nat., Botanique, 8. Sér., T. XI, pag. 375, wo die im Pollenschlauch von Tulipa vor Eintritt in den Embryosack vorliegenden Verhältnisse folgendermaßen geschildert sind: „Le protoplasme qui les“ deux noyaux mâles „entourait s'était lui même coloré d'une façon assez marquée par l'hématoxyline, et, bien qu'il ne fût pas nettement distinct du reste du contenu du tube pollinique, il représentait sans doute le protoplasme propre des cellules mâles. Quand le sommet du tube vient de laisser sortir son contenu, les noyaux mâles sont entourés d'une substance dense et

mir allerdings nur hier und da in solchen mit Eisenhämatoxylin gefärbten Präparaten das in der näheren Umgebung der generativen Kerne befindliche Plasma durch stärker den Farbstoff speichernde Teilchen dunkler gefärbt erschien, ohne daß es sich jedoch scharf gegen das übrige Schlauchplasma abgesetzt zeigte, ein Fall, mit dem im Hauptpunkte, nämlich dem Fehlen einer distinkten generativen Plasmahülle, die Befunde von A. Ernst[1]) am Pollenschlauch von Tulipa Gesneriana zu korrespondieren scheinen. Noch mehr würden in dieser Beziehung die von mir im Pollenschlauch von Lilium vorgefundenen Verhältnisse mit den ebenfalls von Guignard bei den Ranunculazeen konstatierten[2]) übereinstimmen. Da ließ sich in dem zur Mikropyle vorgedrungenen Pollenschlauch nichts von generativem Zellplasma erkennen. Die neueren Angaben desselben Forschers über Najas[3]) lassen sich dem anschließen. Es war in den Pollenschläuchen eine den generativen Kernen zukommende eigene Plasmahülle nicht zu beobachten. In den reifen Pollenkörnern, in welchen bei Najas der generative Kern schon seine Teilung durchgemacht hat, soll allerdings noch eine äußerst dünne, hyaline, durch eine sehr zarte Membran abgegrenzte Plasmaschicht zu erkennen gewesen sein. Nach den Angaben Schaffners scheint jedoch sowohl bei Alisma Plantago[4]), wie bei Sagittaria variabilis[5]), wo ebenfalls schon im ungekeimten Pollenkorn der generative Kern geteilt vorliegt, den Teilungsprodukten auch die zarteste, ihnen selbst zukommende plasmatische Zellhülle zu fehlen. Dasselbe gilt, den Abbildungen von Merell[6]) nach zu urteilen, auch von Silphium. Wenigstens sind die beiden im

---

finement granuleuse, formant un amas diffus ou une traînée plus ou moins limitée. (Fig. 14, 15, 16, 17, 18.) Cette substance doit être formée, en partie, par le protoplasme propre aux noyaux mâles, mais la coloration par l'hématoxyline ne permettait pas de le differencier . . . Arrivés dans le sac embryonnaire, les éléments mâles, ou anthérozoïdes, se présentent sous la forme de noyaux allongés."

1) A. Ernst, Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung des Embryosackes und des Embryo (Polyembryonie) von Tulipa Gesneriana L. Flora 1901, Bd. LXXXVIII, pag. 49.

2) L. Guignard, La double fécondation chez les Renonculacées. Journal de Botan. 1901, T. XV, pag. 400.

3) L. Guignard, La double fécondation dans le Najas major, Journ. de Bot. 1901, T. XV, pag. 208, 209.

4) J. H. Schaffner, The embryosac of Alisma Plantago. Bot. Gazette 1896, Vol. XXI, pag. 126.

5) Derselbe, The Life History of Sagittaria variabilis. Bot. Gazette 1897, Vol. XXIII, pag. 254.

6) W. D. Merrell, A Contribution to the Life History of Silphium. Bot. Gazette 1900, Vol. XXIX, pag. 113 und Fig. 60 und 63, Taf. VII.

reifen Pollenkorn sich vorfindenden generativen Kerne frei von einer eigenen Plasmahülle dargestellt. Trotzdem spricht Merell im Text von „sexual cells“. Bei den Malvazeen weist nach Guignard[1]) schon der aus der Teilung des primären Pollenkerns hervorgehende generative Kern kein abgegrenztes, ihm eigen zugehörendes Zellplasma im Pollenkorn mehr auf. Er liegt im vegetativen Plasma des Pollenkorns eingebettet. Im Endeffekt gleich verhält sich nach Shoemaker[2]) Hamamelis virginiana, wo im Pollenkorn zunächst die generative Zelle von der vegetativen abgetrennt wird, dann jedoch die Abgrenzung verschwindet, so daß vegetativer und generativer Kern in einer gemeinsamen Zytoplasmamasse zu liegen scheinen.

Wenn wir diese Angaben und noch die weiteren von Guignard gemachten[3]) berücksichtigen, denen zufolge nach der Teilung des Kerns der generativen Zelle mehr oder weniger bald ein den Tochterkernen zukommendes distinktes Plasma nicht mehr erkennbar ist, so erscheint die Annahme berechtigt, daß, wenn nicht bei allen, so doch zum mindesten bei einer großen Zahl von Angiospermen im Pollenschlauch eine bestimmte Abgrenzung generativen Zellplasmas um beide Kerne, somit die Bildung wirklicher generativer Zellen unterbleibt. Dieses Verhalten stimmt in der Hauptsache überein mit dem von Strasburger[4]) schon im Jahre 1884 für die Angiospermen angegebenen. Strasburger faßte damals seine Beobachtungen in folgenden Worten zusammen: „ . . . wir finden . . ., daß die Abgrenzung der Zelle um den generativen Zellkern früher oder später gänzlich schwindet. Seine Teilung führt der generative Zellkern meist schon als freier, von dem Zytoplasma der vegetativen Zelle unmittelbar umgebener Zellkern aus“. Die männlichen Elemente, die sich vor

---

1) L. Guignard, La double fécondation chez les Malvacées. Journal de Bot. 1904, T. XVIII, pag. 297 und 298.

2) D. N. Shoemaker, On the development of Hamamelis virginiana. Bot. Gazette 1905, Vol. XXXIX, pag. 253.

3) cf. L. Guignard, La double fécondation dans le Maïs, Journal de Bot. 1901, T. XV, pag. 42, wo Guignard von zwei generativen Kernen im Pollenschlauch spricht. — Ferner Derselbe, La double fécondation chez les Solanées. Journ. de Bot. 1902, T. XVI, pag. 152, 154, 162, 165. — Derselbe, La double fécondation chez les Crucifères. Ebenda, pag. 364 und Fig. 16. Auch A. Ernst spricht bei seinen Angaben über die Befruchtung von Paris und Trillium nur von generativen Kernen, die er auch ohne eigene Plasmahülle im Pollenschlauchende abbildet. Flora, Erg.-Bd. 1902, pag. 32 ff. und Fig. 104, 105 u. 175.

4) E. Strasburger, Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung. Jena 1884, pag. 81.

Eintritt in den Embryosack im Pollenschlauch morphologisch erkennen lassen, stellen somit die generativen Kerne dar. Es soll damit die Möglichkeit nicht ausgeschlossen werden, daß eine gewisse, doch morphologisch nicht abgegrenzte Masse generativen Plasmas die Kerne begleitet; ja, die Hautschicht, welche die Kernwandung darstellt[1]), wird sicher vom Plasma der generativen Zelle herstammen. Auch ist anzunehmen, daß die sog. achromatischen Bestandteile der Spindelfigur, welche der nach Angabe Guignards schon nicht von einer distinkten, ihm eigenen Plasmamenge umgebene, erste generative Kern der Malvazeen[2]) bei seiner Teilung ausbildet, wenn sie neben dem Kernwand- und Nukleolenmaterial noch Plasma zu ihrem Aufbau bedurfte, von einem dem generativen Kern zugehörenden, ihn umgebenden, wenn auch nicht morphologisch als solches nachweisbaren Plasma bei ihrer Bildung schöpfte.

Im allgemeinen liegt wohl der Fall vor, daß das gesamte Zytoplasma der primären generativen Zelle, auf dessen vorwiegend kinoplasmatische Natur schon hingewiesen wurde, bei der Spindelbildung der die beiden generativen Kerne liefernden Teilung in Anspruch genommen wird und weiterhin nach Schluß der Teilung auf irgend eine Weise in das Plasma des Pollenschlauchs übergeht. Vielleicht liegt in dieser Tatsache des Verschwindens eines den generativen Kernen speziell zugehörenden Plasmas, deren Nachweis übrigens als besondere Stütze für die Anschauung von der Bedeutung des Kerns als alleinigen Träger der Vererbung gelten dürfte, der Grund, weshalb Versuche, die beiden generativen Kerne im Pollenschlauch zu weiteren Teilungen zu veranlassen, in der Regel fehlschlagen. Wenn andererseits in den Pollenschläuchen einiger angiospermer Pflanzen die generativen Kerne weitere Teilungen eingehen[3]), so liegen da wohl Fälle vor, wo, wie bei einigen Gymnospermen[4]), die generativen Kerne noch von bestimmten, ihnen eigenen Plasmahüllen umgeben sind, wofür sich auch tatsächlich in den Angaben von Elfving[5]) über die Pollenkörner von Andropogon Belegmaterial findet. —

1) Falls sie vorhanden ist, was von E. Sargant, Ann. of Bot. 1897, Vol. XI, pag. 213, für Lilium Martagon wenigstens in Abrede gestellt wird, worüber jedoch noch aufklärende Untersuchungen nötig sein werden.

2) L. Guignard, l. c.

3) Elfving, Studien über die Pollenkörner der Angiospermen, Jen. Zeitschr. für Naturw., Bd. XIII, pag. 15. E. Strasburger, Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang etc., Jena 1884, pag. 17.

4) Zuletzt H. O. Juel, Über den Pollenschlauch von Cupressus. Flora 1904, Bd. XCIII, pag. 56, und G. Lopriore, Über die Vielkernigkeit der Pollenkörner und Pollenschläuche von Araucaria Bidwillii Hook. Ber. der deutschen botan. Ges. 1905, Bd. XXIII, pag. 335.

5) l. c. Jen. Zeitschr., pag. 15, und Tafel II, Fig. 58, 59.

Wie schon zuvor bemerkt, war von einem Zentrosom bezw. zentrosomähnlichen Körper und Kinoplasmastrahlung bei allen Teilungsstadien des primären generativen Kerns nichts zu beobachten. Selbst die an der Spitze des der Mikropyle sich nähernden Pollenschlauchs liegenden beiden definitiven generativen Kerne waren nicht mit derartigen Gebilden geschmückt; sie fehlten somit in einem Stadium, wo bei der tierischen Befruchtung das Zentrosom vorhanden und von so großer Bedeutung im Hinblick auf die Weiterentwicklung des zentrosomlosen Eies ist. Innerhalb des Embryosacks ließ sich dasselbe konstatieren. Beide generativen Kerne führten kein Zentrosom mit sich (Tafel V, Fig. 22).

Nach alledem erscheint mir das skeptische Verhalten, welches mit mir die meisten mit zytologischen Forschungen sich befassenden Fachgenossen den Zentrosomangaben für die Angiospermen gegenüber beobachten, wohl berechtigt. Würden die von Bernard geschilderten Gebilde wirklich zentrosomatischen Charakter tragen, so könnten sie wegen ihres so variabeln, von dem bisher als den typischen Zentrosomen zukommenden, sowohl in Ausbildung, wie im Auftreten überhaupt abweichenden Verhaltens höchstens als Relikt aufgefaßt werden, und eine auf der Feststellung ihres Vorkommens bei Lilium candidum fußende Ausdehnung der Annahme der Existenz von Zentrosomen auf weitere Angiospermen, wie sie Bernard anscheinend wünscht, wäre nicht angängig. Doch vermute ich, wie aus den entsprechenden Ausführungen hervorgeht, daß wir, wenn nicht extranukleare Nukleolen, was Bernard zurückweist, eine Täuschung veranlaßt hatten, einerseits geformte Stoffwechselprodukte bezw. auch morphologisch differenzierte Reservestoffmaterialien in ihnen zu suchen haben, die ja auch von anderen Forschern in verschiedener Ausbildung für Embryosäcke bezw. Embryosackmutterzellen angegeben worden sind[1]); andererseits liegt die Möglichkeit nahe, daß es sich wenigstens bei den in den Metaphasenstadien der Teilung dargestellten Körnchen um Querschnitte durch umgebogene Spindelendigungen handelt. Daß eine Täuschung bei so

---

1) Vergl. u. a. die Mottierschen Angaben über „Trophoplasmakörper" im Embryosack von Lilium Martagon und diejenigen über ähnliche Körper in den Embryosackmutterzellen von verschiedenen Koniferen, von Stangeria, von Casuarina etc. Literaturzusammenstellung darüber in E. Strasburger, Anlage des Embryosacks und Prothalliumbildung bei der Eibe nebst anschließenden Erörterungen Festschrift für Haeckel 1904, pag. 13 ff. Vergl. zudem B. Němec, Über zentrosomähnliche Gebilde in vegetativen Zellen der Gefäßpflanzen, Ber. der deutsch. bot. Gesellsch., Bd. XIX, pag. 301 ff.

kleinen, zum Teil an der Grenze der Sichtbarkeit liegenden Bildungen leicht möglich ist, liegt auf der Hand, und mit Freude ist es zu begrüßen, wenn Guignard, dem wir für die Bereicherung unseres gerade die Zellforschung betreffenden Wissens zu so großem Dank verpflichtet sind, in der ersten seiner neueren, die Befruchtungsvorgänge bei den Angiospermen schildernden Arbeiten rückhaltlos zugab, früher, als man noch nichts von der Endospermbefruchtung ahnte, durch den entsprechend gelagerten, vielleicht auch nicht gut fixierten zweiten generativen Kern im Embryosack von Lilium getäuscht worden zu sein, der ihm damals als ein Verschmelzungsstadium von Zentrosomen erschien und ihn an die Existenz von Zentrosomen dort glauben machte [1]).

Ich nehme nochmals, wie schon früher [2]), Gelegenheit, darauf hinzuweisen, daß ich mit allen irgendwie in Frage kommenden Mitteln mich bemühte, die Gebilde sichtbar zu machen, ausgehend von der Erwägung, die Guignard seinerzeit mit bestimmte, seine Annahme, es müßten Zentrosomen auch den höheren Pflanzen zukommen, besonders zu verteidigen [3]), die Erwägung, daß allein im organischen Reich den höheren Pflanzen diese Gebilde abgehen würden, die bei den niederen und höheren Tieren, bei den niederen Pflanzen sich vorfänden. Ich weise andererseits ebenfalls darauf hin, daß die strengste Selbstkritik dazu gehörte, sich nicht durch zentrosomähnliche Gebilde, die wohl hier und da Stellen im Zellkörper einnahmen, an welchen Zentrosomen vermutet werden konnten, verleiten zu lassen und einen voreiligen Schluß zu ziehen. Auch sei die Tatsache hier nochmals betont, daß es einer Anzahl Forscher, wie Farmer, Strasburger, Němec, Mottier, ohne Schwierigkeit gelang, bei niederen Pflanzen Zentrosomen sichtbar zu machen, während alle ihre Versuche, dasselbe bei höheren Pflanzen zu erreichen, fehlschlugen.

Es genügt im übrigen wohl ein Blick in die zahlreichen neueren Publikationen, welche sich mit Kernteilungs- und Befruchtungsfragen [4])

---

1) Revue gén. de Bot. 1899, Vol. XI, pag. 133.

2) Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. 1903, Bd. XXI, pag. (87) u. (85).

3) L. Guignard, Les centrosomes chez les végétaux. Comptes rendus de l'Acad., Paris, 27. Dec. 1897.

4) Ich weise hier einesteils nur auf die neueren, die Liliaceen betreffenden Kernteilungsarbeiten hin, wie V. Grégoire, Les cinéses polliniques chez les Liliacées, „La Cellule“, Tome XVI, 1. fasc. 1899, pag. 235 ff., der diesem Gegenstand einen Abschnitt seiner Arbeit widmet (pag. 282 ff.) und für das Nichtvorhandensein von Zentrosomen bei den Liliaceen eintritt; J. Schniewind-Thies, Die Reduktion der Chromosomenzahl und die ihr folgenden Kernteilungen in den Embryosackmutterzellen der Angiospermen, Jena 1901; J. Br. Farmer, On the maiotic Phase (Reduction Divisions) in animals and plants, „The Quarterly Journal of Microscopical Science“,

bei höheren Pflanzen beschäftigen, in denen zunächst die Existenz von Zentrosomen in Abrede gestellt, später überhaupt gar nicht mehr auf die Frage nach der Existenz dieser Körper dort eingegangen wurde, um zu erkennen, daß der Glaube an das Vorhandensein von Zentrosomen bei den Angiospermen der Vergangenheit angehört. — Der Endpunkt für die Zentrosomenausbildung ist, wie man wohl heute mit berechtigter Sicherheit annehmen kann, bei den Lebermoosen zu suchen. Bei diesen werden schon zum Teil wohl differenzierte Zentrosomen vergebens gesucht[1]). Bei einigen zeigen sich nur die Körperchen (Zentrosomen im engeren Sinne), bei anderen nur Sphären ohne die Körperchen — dazu noch beides in schwankender Ausbildung — bei anderen wieder überhaupt keine bestimmt abgegrenzten Gebilde. Es tritt ein allmähliches Schwinden der Zentrosomen innerhalb der Lebermoose ein.

Vol. XLVIII, Pt. IV, Febr. 1905, pag. 489 ff.; andernteils auf die Guignardschen Arbeiten über doppelte Befruchtung bei den verschiedensten Angiospermen, angegeben auf pag. 515, 516, 517 dieses Aufsatzes.

1) Vergl. hierzu neben den früheren Arbeiten von Br. Moore Davis und Ch. J. Chamberlain über Pellia, von van Hook und Jkeno über Marchantia, die ich in meinem Zellbericht vom Jahre 1903 (Ber. der deutsch. bot. Ges.) pag. (95), zitierte, V. Grégoire und J. Berghs, La figure achromatique dans le Pellia epiphylla; „La Cellule" 1904, Tome XXI, 1. fasc., pag. 193 ff. J. F. Garber, The Life-History of Ricciocarpus natans, Bot. Gaz. 1904, Vol. XXXVII, pag. 171. J. Br. Farmer und J. E. S. Moore, On the maiotic Phase (Reduction divisions) in Animals and Plants; „The Quarterly Journal of Microsc. Science" 1905, Vol. XLVIII, Pt. IV, III Aneura pinguis, pag. 525. E. Bolleter, Fegatella conica (L.) Corda, Beih. z. bot. Centralbl. 1905, Bd. XVIII, 1, pag. 348 ff. A. C. Moore, Sporogenesis in Pallavicinia; Bot. Gaz. 1905, Vol. XL, pag. 86, 87. K. Miyake, On the Centrosome of Hepaticae, prelim. note; Bot. Magaz. Tokyo 1905, Vol. XIX, No. 224, pag. 98 ff. S. Ikeno, Are the Centrosomes in the antheridial Cells of Marchantia polymorpha imaginary? Ebenda, pag. 111 ff. H. B. Humphrey, The development of Fossombronia longiseta, Aust., Ann. of Botany 1906, Vol. XX, pag. 94 ff. J. B. Farmer, Sporogenesis in Pallavicinia; Bot. Gaz. 1906, Vol. XLI, pag. 67—69, ferner A. C. Moore, Reply, ebenda, pag. 69 u. 70, und schließlich die eben erschienene Arbeit von Ch. E. Lewis, The embryology and development of Riccia lutescens and Riccia crystallina, Botan. Gaz. 1906, Vol. XLI, pag. 109 ff.

Figurenerklärung.

Tafel V.

Die sämtlichen Bilder wurden nach Mikrotomschnitten mit Hilfe der Abbeschen Camera lucida gezeichnet unter Anwendung der Leitzschen Objektive 4, 7 und $^1/_{16}$ Ölimmersion bei Okular 3.

Fig. 1—9. Lilium candidum. Vergr. ca. 550 mal.

Fig. 1. Anlage einer schräg zur Längsachse der Embryosackmutterzelle verlaufenden ersten Spindel.

Fig. 2. Schräg verlaufende erste Spindel in der Embryosackmutterzelle, die Fixierung des einen Polendes an der Hautschicht der Zelle zeigend. Ein Teil der Spindel durch das Messer abgeschnitten.

Fig. 3. Quer zur Längsachse der Zelle gestellte erste Spindel.

Fig. 4. Teil einer ersten Spindel, deren Polenden nach der dem Beschauer entgegengesetzten Seite umbogen.

Fig. 5. Anaphasenstadium der ersten Teilung mit schön ausgebildeter Strahlung um den Tochterkernanlagen. Die Fasern der Strahlung erreichen zum Teil die seitlichen Hautschichten.

Fig. 6—9. Zentrosomenähnliche Körper (anscheinend fettartige Einschlüsse) an den Polkernen im Embryosack. In Fig. 7 die weitere Verbreitung dieser Körper im Plasma des Embryosacks zeigend. Fig. 8 und 9 nach Präparaten, die mit Wasserstoffsuperoxyd behandelt worden waren, entworfen.

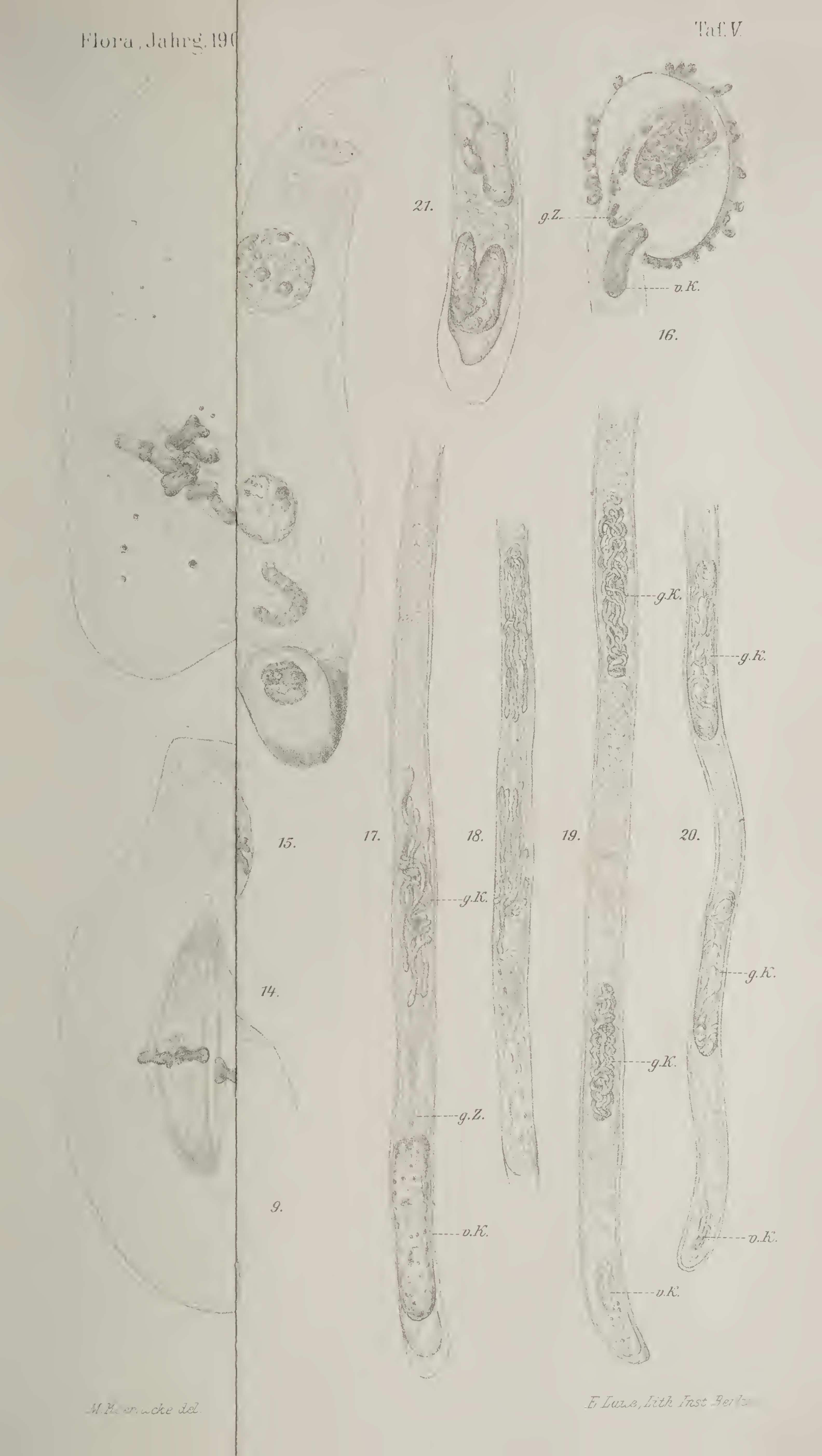
Fig. 10—15. Teilungsstadien aus den Pollenmutterzellen von Lilium longiflorum. Vergr. ca. 550 mal. Nur Fig. 14 1100 mal.

Fig. 16. Keimendes Pollenkorn von Lilium Martagon. Vergr. ca. 550 mal. *g.Z.* = generative Zelle; *v.K.* = vegetativer Kern.

Fig. 17—20. Pollenschläuche von Lilium Martagon mit Teilungsstadien des generativen Kerns. Vergr. ca. 550 mal. *g.Z.* = generative Zelle, *g.K.* = generativer Kern, *v.K.* = vegetativer Kern. Fig. 20 kombiniert.

Fig. 21. Pollenschlauchspitze von Lilium Martagon mit beiden generativen Kernen. Vergr. ca. 550 mal.

Fig. 22. Embryosack von Lilium speciosum zur Zeit der Befruchtung. Vergr. ca. 120 mal.



M.K[illegible]cke del.

E. Laue, Lith. Inst. Berl[illegible]



Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Über das Erfrieren der Pflanzen.

Von Raphael Ed. Liesegang.

Molisch sah bei einer Arbeit über das Gefrieren der Pflanzen[1]) unter dem Mikroskop im Gefrierapparat in einer 2prozentigen Gelatinegallerte, wie in zahlreichen Punkten unter Abscheidung von Luftblasen rundliche Eismassen auftreten, die, der benachbarten Gallerte das Wasser entziehend, sich rasch vergrößern und dabei die immer wasserärmer werdende Gelatine ringsum beiseite schieben, sodaß diese, wenn die Eisbildung ihr Ende erreicht hat, als ein höchst kompliziertes Maschenwerk zwischen den Eisklümpchen ausgespannt erscheint. Die ursprünglich homogene Gelatine ist in eine Art Schwamm umgewandelt, in welchem das Gerüstwerk aus Gelatine, die Hohlräume aus Eis bestehen. — Molisch nimmt an, daß analoge Vorgänge wie in diesem Kolloïd zu den Deformationen beim Erfrieren der Pflanzen führen.

Bei analoger Versuchsanordnung konnte ich makroskopisch Vorgänge feststellen, welche prinzipiell verschieden waren von den Beobachtungen Molischs.

Glasplatten wurden übergossen mit einer sehr dünnen Schicht einer 2prozentigen Gelatinelösung und dann einer Temperatur von wenigen Grad unter Null ausgesetzt. Es entstanden die bekannten Eisblumen, wie man sie an den Fenstern sieht. Bringt man dann die Platten wieder in Zimmerwärme, so bleibt die Kristallstruktur bis in alle feinsten Details bestehen. Sie verschwindet auch nicht beim Trocknen der Schicht.

Im Gegensatz zu Molisch befindet sich gerade dort die meiste Gelatine, wo vorher das meiste Eis gewesen war.

Das kristallisierende Wasser besitzt nicht allein diese Eigenschaft des Gelatineansammelns. Eine Anzahl Salze wirkt in gleicher Weise. Läßt man eine Gallertschicht aus gleichen Teilen 10prozentiger Gelatinelösung und 10prozentiger Kaliumbichromatlösung auf einer Glasplatte eintrocknen, so entstehen eisblumenähnliche Ausscheidungen des Bichromats. Befreit man die Schicht durch Waschungen von letzteren, so

---

1) „Untersuchungen über das Erfrieren der Pflanzen", Jena 1897.

bleibt die Struktur in der Gelatineschicht bestehen: Wo das meiste Salz war, ist nun auch die meiste Gelatine. Mit Bromkalium erhält man die bekannten Würfel, mit anderen Salzen andere Kristallformen. Viele derselben konservieren sich in der Gelatine, eine Anzahl, wie z. B. Kupfersulfat, allerdings nicht.

Kristallisierungen können also formend auf Kolloïde wirken, ähnlich wie ich es früher von Niederschlägen nachgewiesen habe, z. B. bei den rhythmischen Ablagerungen des in Gelatinegallerten naszierenden Silberbichromats[1]).

Ich halte es für wahrscheinlich, daß bei der Bildung der organisierten Substanz derartige Beeinflussungen eine sehr wichtige Rolle spielen.

1) Liesegang, „Chem. Reaktion in Gallerten“, 1898.

Ein Apparat zur schnellen Reinigung beliebig großer Mengen von Sand und Kies.

Von Dr. **Wilhelm Lorch.**

Mit 2 Figuren.

Bei einer großen Anzahl pflanzenphysiologischer Experimente, bei Keimungsversuchen, bei der Instandsetzung von Aquarien bedarf man gut gereinigten Sandes oder Kieses, und zwar oft in bedeutender Menge. Soviel mir bekannt, nahm man die Reinigung des Sandes bisher in der Weise vor, daß man ihn in einem zum Teil mit Wasser gefüllten und verschließbaren Glaszylinder so lange hin und her schleuderte, bis das Wasser über dem ruhenden Sande vollständige Klarheit zeigte. Diese Methode, Sand zu reinigen, ist aber so unsauber, zeitraubend und anstrengend, daß es sich wohl lohnte, die Konstruktion eines Apparates ins Auge zu fassen, der alle diese Übelstände ausschließt und es gestattet, in kürzester Zeit große Mengen Kies und Sand vorzüglich zu reinigen.

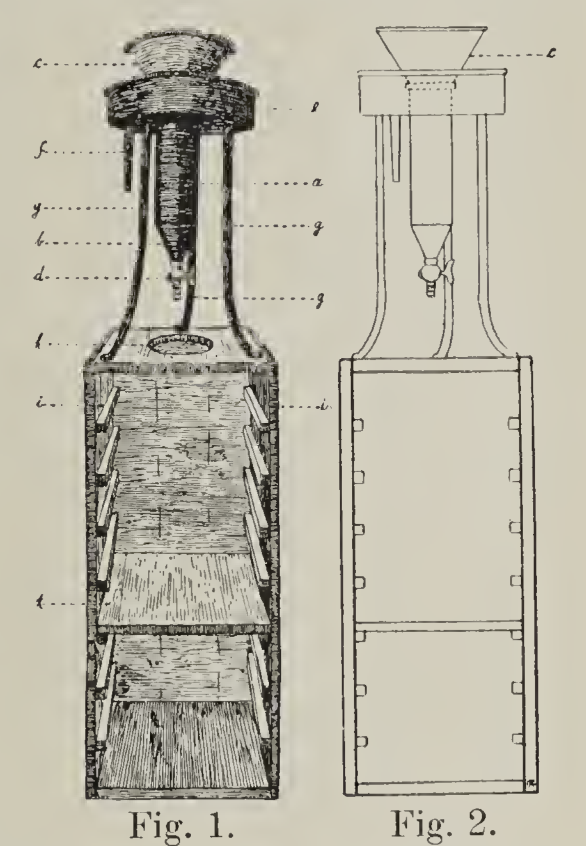


Fig. 1. Fig. 2.

Der Apparat besteht im wesentlichen aus einem kräftigen Zinkzylinder (Fig. 1 *a*), an dessen oberen Rand ein Trichter (Fig. 1 und 2 *c*) angelötet ist; an den unteren Rand setzt sich gleichfalls ein Trichter (Fig. 1 *b*) an, der einen weit gebohrten Gashahn (Fig. 1 *d*) trägt. Mit dem oberen Teil des Zylinders ist ein ringförmiges Gefäß (Fig. 1 *c*) durch Lötung fest verbunden, in dem sich das über den Rand des oberen Trichters überfließende Wasser ansammelt und durch eine am Boden angebrachte weite Röhre (Fig. 1 *f*) zum Abfluß gelangt. Das Ganze ruht in dem Ring eines Dreifußes aus Eisen (Fig. 1 *g*), der so eingerichtet sein kann, daß er Apparate von verschiedener Größe aufzunehmen imstande ist, falls man es nicht vorzieht, sofort einen Apparat von solchem Umfang herstellen zu lassen, der auch den weitestgehenden Ansprüchen in Bezug auf Leistungsfähigkeit entspricht.

Außerdem empfiehlt es sich, eine Kiste von der in der Figur 1 dargestellten Form anfertigen zu lassen. Das obere kleine Brett trägt ein kreisförmiges Loch (Fig. 1 *h*). Im Hohlraum der Kiste selbst kann ein Brett (Fig. 1 *k*) in beliebiger Höhe auf entsprechend hohe Holzleisten (Fig. 1 *i*) aufgelegt werden.

Bei der Konstruktion des Apparates müssen folgende Punkte berücksichtigt werden. Zunächst ist darauf zu achten, daß der Gashahn eine recht weite Bohrung besitzt. Alsdann müssen die beiden Trichter sauber an den gemeinsamen Zylinder angelötet werden, so daß im Innern keine vorspringenden Ränder entstehen, auf denen sich Sand niedersetzen kann, der nicht vom aufströmenden Wasser erreicht werden würde. Außerdem ist darauf zu achten, daß die Wand des oberen Trichters in einem Winkel von ca. 45° gegen die Achse des Zylinders geneigt ist, da bei stärkerer Neigung der emporgewirbelte Sand leicht auf der inneren Trichterwand liegen bleibt und nicht gehörig gereinigt wird. Der Wert des Trichters beruht darin, daß die vom emporsteigenden Wasserstrom mitgerissenen Sandteilchen nicht über dessen Rand hinübergeschwemmt werden, da die Bewegung der Wasserteilchen in den Randpartien des Trichters eine verhältnismäßig ruhige ist, so daß die Sandteilchen hier untersinken, unten wieder erfaßt und emporgetragen werden. Ist das Ableitungsrohr nicht weit genug, so kann es vorkommen, daß das ringförmige Gefäß sich mit Wasser füllt und dieses den verbotenen Weg über den Rand hinweg einschlägt. Die Verbindung des Hahns der Wasserleitung mit dem Gashahn muß durch einen Schlauch erfolgen, der den Druck der Wasserleitung aushält, sobald der Gashahn geschlossen wird. Es gibt geeignete Klemmvorrichtungen, die ein Losspringen des Schlauches von einem der beiden Hähne verhindert.

Ist der Apparat mit Sand z. B. beschickt — bevor dies geschieht, muß der Gashahn geschlossen werden —, so öffnet man zunächst den Wasserhahn, alsdann den Gashahn und läßt den regulierten Wasserstrom so lange den Sand emporwirbeln, bis das Wasser oben im Trichter kristallklar ist. Dann verschließt man zunächst den Gashahn, dann den Wasserhahn. Nach Entfernung des Schlauches am Gashahn öffnet man diesen und läßt den Sand mit dem Wasser in ein Gefäß, das man auf ein Brett (Fig. 1 *k*) gestellt hat, fließen. Sollte in dem Ausfließen des Sandes eine Unterbrechung eintreten, so empfiehlt es sich, reines Wasser von oben in den Zylinder zu gießen, es fließt der Sand dann weiter fort.

Die beiden Figuren verdanke ich der Freundlichkeit des Herrn Zeichenlehrer Reinhold Gundlach.

Histologische und experimentelle Untersuchungen über Intumescenzen.

Von **Ernst Küster.**

Die letzten Veröffentlichungen, die sich mit Intumescenzen beschäftigen — ich nenne zunächst nur die Arbeiten von Dale, v. Schrenk und Steiner[1] —, gehen nicht nur auf die wenig abwechslungsreichen histologischen Verhältnisse ein, sondern auch auf die Frage nach den Bedingungen, unter welchen es zur Bildung von Intumescenzen kommt, und welche ihr Wachstum zu beeinflussen imstande sind.

Seitdem ich mich vor einigen Jahren in einer vorläufigen Mitteilung über experimentell erzeugte Intumescenzen an Populusblättern geäußert habe[2], bin ich wiederholt mit der Prüfung und Nachprüfung der einschlägigen Fragen beschäftigt gewesen und habe eine große Anzahl von Objekten auf ihre Fähigkeit, Intumescenzen zu bilden, geprüft. Unter denjenigen Pflanzen und Pflanzenorganen, welche positive Resultate ergaben, dürften einige zur Untersuchung der Entwicklungsphysiologie der Intumescenzen ein bequemes Material abgeben.

I. Intumescenzen an Früchten.

Daß der Gehalt irgend eines Pflanzenorgans an Nährstoffen die Bildung der Intumescenzen beeinflußt, und daß bei reichlichem Vorrat ihre Anlage beschleunigt und ihr Wachstum gefördert wird, unterliegt keinem Zweifel. Ich stellte daher Versuche mit unreifen Fruchtschalen verschiedener Pflanzen an, in der Meinung, daß ihr Reichtum an Nährstoffen wenigstens bei einigen Arten vielleicht der Bildung von Intumes-

---

1) Dale, E., Further experiments and histological investigations on intumescences with some observations on nuclear division in pathological tissues. Philos. Transact. Roy. Soc. London 1906, Ser. B., Vol. CXCVIII, pag. 221. — v. Schrenk, Intumescences formed as a result of chemical stimulation. Missouri Botan. Garden 1905, pag. 125. — Steiner, R., Über Intumescenzen bei Ruellia formosa Andrews und Aphelandra Porteana Morel. Ber. d. Deutschen botan. Gesellsch. 1905, Bd. XXIII, pag. 105.

2) Über experimentell erzeugte Intumescenzen. Ber. d. Deutschen bot. Ges. 1903, Bd. XXI, pag. 452.

cenzen günstig sein könnte. Ich beginne meine Schilderung mit der Spezies, welche die besten Resultate gegeben hat, und mit der ich mich am eingehendsten beschäftigt habe.

Pisum sativum. — Die Fruchtschalen der Erbse zeichnen sich durch die überraschende Schnelligkeit aus, mit der sie Intumescenzen bilden. Ich habe a. a. O. geschildert, daß man Blätter verschiedener Pflanzen leicht dadurch zur Intumescenzenbildung anregen kann, daß man ganze Spreiten oder Stücke von solchen auf Wasser schwimmend in geschlossenen Petrischalen oder ähnlichen Behältern sich selbst überläßt. Wenn man mit Fruchtschalen von Pisum sativum nach Öffnung und Spaltung der Frucht in der geschilderten Weise verfährt, derart, daß die Schalenstücke mit ihrer Außenseite dem Wasser aufliegen, so bilden sich auf der Innenseite nach wenigen Tagen dichte, weiße, filzige Beläge, die als Intumescenzen anzusprechen sind. Die innere Epidermis der Fruchschalen besteht aus einer Lage grüner, papillenartig geformter Epidermiszellen, die durch mehrere Schichten mechanischer Elemente von dem stärkereichen, großzelligen Parenchym im Innern der Fruchtschale getrennt sind. Diese chlorophyllhaltigen, zartwandigen Epidermiszellen wachsen auch unter normalen Verhältnissen, wenn die ungeöffnete Frucht an ihrem Platze verbleibt, zuweilen zu langen, farblosen Haaren aus; wer einmal aus irgend einem Grunde eine Anzahl von Hülsen geöffnet hat, wird wohl bemerkt haben, daß auf der Innenseite der Fruchtschale stellenweise ein feiner, weißer Flaum liegt, der manchmal zwischen je zwei Samen ein feines, weißes Streifchen bildet. Bringt man die Erbsenschalen in dampfgesättigten Raum, so wachsen sämtliche Zellen der Epidermis zu ebensolchen Haaren aus, die äußerst dichte Rasen bilden und die Innenseiten der Fruchtschalen ganz und gar überziehen. Die einzelnen Haare können über 1 mm lang werden; sie bestehen aus zwei oder drei, selten noch mehr Zellen, haben regelmäßig zylindrische Form und enthalten zahlreiche Chromatophoren, die ansehnliche Stärkekörner umspannen und nur ganz schwach etwas von grüner Farbe erkennen lassen. Der Gehalt der Zellen — zumal der Spitzenzellen — an Zytoplasma ist reichlich, der Durchmesser des Zellkerns oft nur wenig kleiner als der der Zelle selbst.

Ich habe die Schalen von Früchten verschiedenster Größenstadien untersucht und bei allen die Fähigkeit für Intumescenzenbildung wiedergefunden. Bei kleinen, nur wenige Zentimeter langen Hülsen bilden die Intumescenzen oft einen etwas krümeligen, hier und da unterbrochenen Belag, während bei älteren Exemplaren der Intumescenzenfilz ohne Unterbrechung die ganze Innenfläche überzieht.

Da ich später noch mehrfach auf Pisum sativum zurückzukommen haben werde, sei schon hier bemerkt, daß die verschiedenen Erbsenrassen, die ich untersuchte, keine Unterschiede hinsichtlich des uns interessierenden Punktes zeigten, so daß ich späterhin nicht weiter auf die jeweils zum Experiment vorliegende Rasse besonders hinzuweisen brauche.

Ausnahmsweise beobachtete ich hie und da auch Intumescenzen an unreifen Samen von Pisum. Solche entstehen durch Vergrößerung der unter den epidermalen Palissaden liegenden Parenchymzellen; die Palissadenzellen bleiben unvergrößert, ihre Schicht kann aber durch die unter ihr liegenden Zellen gesprengt werden.

Läßt man intumescenzentragende Hülsenschalen längere Zeit stehen (10 bis 20 Tage), so wird der Stärkevorrat in diesen verbraucht und die Intumescenzhaare fallen zusammen; statt des samtartigen Glanzes zeigen sie dann mehr flockige Oberflächenbeschaffenheit. Manche Haare setzen ihr Wachstum besonders lange fort; bei Kulturen, die an sonnigen Fenstern gehalten wurden, sah ich die Haare hie und da allerhand unregelmäßig aufgetriebene Formen annehmen, zuweilen sich auch verzweigen.

Die dicksten an Pisum beobachteten Intumescenzen maßen 2 mm Haarlänge.

Die Schnelligkeit des Wachstums ist unter günstigen Bedingungen so groß, daß die Epidermiszellen der Hülsenschalen sich innerhalb 24 Stunden um das 30fache ihrer normalen Höhe strecken.

Andere Papilionaceen verhalten sich ähnlich wie die Erbse, doch lag eine Durchprüfung möglichst zahlreicher Vertreter der Familie nicht im Plan meiner Untersuchungen. Beachtenswerte Unterschiede von Pisum sativum zeigten z. B. Cytisus Laburnum; die Zellen der inneren Epidermis wachsen auch hier zu samtartigem Belag heran, der aus keulenförmigen oder unregelmäßig gestalteten Haaren zusammengesetzt ist; es wiederholen sich an ihnen alle jene Unregelmäßigkeiten, die überall an Zellenschläuchen mit Spitzenwachstum nach osmotischen oder anderen Störungen anzutreffen sind: verzweigte Formen, hutpilzähnliche, spindelartig aufgetriebene, knotig verdickte Haare usf. [1]). Auch bei Cytisus Laburnum sind die Intumescenzhaare mehrzellig. Bei Caragana arborescens sah ich nur kleine, isolierte Intumescenzfelder entstehen, die aus mehrzelligen, kurzen, meist keulenförmigen Haaren bestehen.

---

1) Vgl. Küster, Pathologische Pflanzenanatomie. Jena 1903, pag. 122 und Fig. 46.

Dale hat neuerdings eine Klassifikation der Intumescenzen zu geben versucht (a. a. O.) und zwischen den sphärischen und hemisphärischen Intumescenzen unterschieden. Zu jenen gehören die „Perldrüsen", die ich bereits a. a. O. in ihrer Zugehörigkeit zu den hyperhydrischen Geweben geschildert habe, zu diesen die gewöhnlichen Intumescenzen. Die samtartigen Bezüge, welche die Intumescenzen auf den Hülsenschalen der Erbse usw. bilden, scheinen weder mit den Vertretern des einen noch dem des andern Typus gut übereinzustimmen, so daß mit ihnen vielleicht ein dritter angeführt werden darf.

2. Einfluß äußerer Bedingungen auf die Bildung der Intumescenzen.

Bei den Hülsenschalen der Erbse liegen zwischen dem Beginn der Versuchsanstellung und der Vollendung der Intumescenzen nur wenige Tage; schon aus diesem Grunde ist das genannte Objekt sehr geeignet, um den Einfluß verschiedener äußerer Bedingungen auf die Intumescenzbildung zu prüfen. Meinen nachfolgenden Mitteilungen will ich in erster Linie meine Beobachtungen an Pisum sativum zugrunde legen und im Anschluß an diese meine Erfahrungen mit einigen anderen Objekten mitteilen.

Einfluß des Lichtes. Die Abhängigkeit der Intumescenzbildung vom Licht ist schon wiederholt geprüft worden; die meisten Autoren, die sich mit der Frage beschäftigt haben, sprechen sich für die Notwendigkeit des Lichtes oder doch wenigstens für seine fördernde Wirkung aus. Sorauer[1]), Atkinson[2]), Trotter[3]) heben den fördernden Einfluß schwachen Lichtes hervor, die Notwendigkeit des Lichtes betonen Dale[4]) für die Intumescenzen von Hibiscus, Steiner (a. a. O.) für die von ihm an Ruellia beobachteten; Viala und Pacottet[5]) behaupten sogar, daß das Licht bei der Intumescenzbildung die Hauptrolle spiele und der maßgebende Faktor sei. Zu entgegengesetzten Resultaten führten mich selbst[6]) meine Untersuchungen an Populus tremula, deren Blätter auch im Dunkeln Intumescenzen bilden.

---

1) Vgl. z. B.: Über Intumescenzen. Ber. d. Deutschen botan. Gesellsch. 1899, Bd. XVII, pag. 456, sowie meine Literaturnachweise (Pathol. Pflanzenanat., pag. 83).

2) Oedema of the tomato. Bull. Cornell Agr. Exper. Station 1893, No. 53.

3) Intumescenze fogliari di Ipomaea Batatas. Annali di Botanica 1904, Vol. I, pag. 362.

4) A. a. O., daselbst Hinweise auf die früheren Arbeiten.

5) Sur les verrues des feuilles de la vigne. C. R. Acad. Sc. Paris 1904, Tome CXXXVIII, pag. 163.

6) Über experimentell erzeugte Intumescenzen. Ber. d. Deutschen botan. Ges. 1903, Bd. XXI, pag. 452.

Daß die Bildung der Intumescenzen von der in Form von Licht zugeführten Energie direkt abhängig sei, ist von vornherein unwahrscheinlich: die den Intumescenzen histologisch wie ätiologisch überaus nahestehenden anderen hyperhydrischen Gewebsformen, wie Lentizellen- und Rindenwucherungen, entstehen bekanntlich im Dunkeln ebenso leicht und reichlich wie am Licht. Bei ihnen handelt es sich freilich um Achsenteile, in deren Innern zumeist ansehnliche Mengen von Nährstoffen deponiert sind, während in den Blättern, die bei der Intumescenzbildung vorzugsweise in Betracht kommen, der Vorrat minder groß zu sein pflegt. Das Licht wirkt auf die Intumescenzbildung offenbar nur dadurch, daß es den Fortgang der Assimilation und Nährstoffproduktion gestattet. Damit stimmen meine Beobachtungen an Populus tremula überein, deren Blätter im Dunkeln schnell und reichlich Intumescenzen bilden, wenn es sich um gut ernährte, kräftige Blattindividuen handelt; bei dünnen und minder kräftig entwickelten Blättern sah ich im Dunkelschrank oft nur sehr kleine, nur mit der Lupe erkennbare Intumescenzen oder überhaupt keine entstehen. Ferner führen Dales Ergebnisse, daß die roten Strahlen der Intumescenzbildung förderlich, die blauen für diese belanglos seien, zu derselben Auffassung.

Bei den Fruchtschalen von Pisum sind die Vorräte an Nährmaterial so groß, daß das Auswachsen der Epidermiszellen von der Belichtung ganz unabhängig ist: im Dunkelschrank wie im Hellen bilden sich an den auf Wasser schwimmenden Stücken binnen zwei oder drei Tagen die geschilderten samtartigen Überzüge von gleicher Stärke.

Im Dunkeln sah ich im Thermostaten bei 30° auch an Blättern und Blattstücken von Eucalyptus globulus Intumescenzen entstehen. Sie entstehen auf der Blattunterseite dicht gedrängt nebeneinander, ganz ebenso wie bei schwimmenden Zitterpappelblättern; sie sind zunächst als kleine Beulen, dann als Hautabschürfungen sichtbar, bis dann die wachsenden Zellen als kristallinisch glänzendes Häufchen sichtbar werden. — Unzweifelhaft ist die Zahl der Pflanzen, welche bei Lichtabschluß Intumescenzen bilden, erheblich größer, als bisher angenommen worden ist.

Dafür, daß allzu intensives Licht auch bei reichlicher Wasserversorgung der Objekte die Intumescenzbildung verhindert, ist mir bisher nur ein Beispiel bekannt geworden (Blätter von Populus tremula; vergl. Küster a. a. O.).

Einfluß der Temperatur. Die Schnelligkeit, mit welcher sich die Fruchtschalen von Pisum auf ihrer Innenseite mit Intumescenzen überziehen, läßt sich noch steigern, wenn man die Objekte bei 25° oder 30° C statt bei Zimmertemperatur hält. In Thermostaten, welche

auf diese Temperaturen eingestellt waren, zeigten sich schon nach 24 Stunden sehr kräftige Überzüge, die trotz des schnellen Wachstums mit den langsamer bei Zimmertemperatur entstandenen histologisch durchaus übereinstimmten. In allen Fällen handelte es sich bei der Kultur im Thermostaten um Dunkelkulturen.

Einfluß des Sauerstoffs. Die hyperhydrischen Gewebe verhalten sich hinsichtlich ihrer Ansprüche an Sauerstoff verschieden: bei vielen Gewächsen entstehen Lentizellenwucherungen sowohl an den in feuchter Luft befindlichen, als auch an den submersen, benetzten Teilen, während die Rindenwucherungen von Ribes aureum bei Kultur von Stecklingen in Wasser immer nur an den emersen Teilen zur Ausbildung kommen[1]. Die Intumescenzen entstehen im allgemeinen nur in feuchter Luft, aber nicht bei unmittelbarer Berührung mit Wasser. Als Ausnahmen kann ich Populus tremula nennen und Eucalyptus globulus; läßt man Blätter von diesen Arten auf Wasser schwimmen, so entstehen Intumescenzen auch an der benetzten Seite, bei Eucalyptus allerdings nach meinen Beobachtungen nur dann, wenn die morphologische Unterseite des Blattes dem Wasser aufliegt. Bei den Hülsen von Pisum sativum wachsen benetzte Stellen niemals auch nur zu bescheidenen Intumescenzen aus; die Grenze zwischen benetzten und unbenetzten Teilen markiert sich außerordentlich scharf. Mit dem Sauerstoffbedürfnis hängt es wohl auch zusammen, daß in ungeöffneten, am Strauch verbliebenen Hülsen die Produktion von Intumescenzen niemals über einen sehr bescheidenen Grad hinausgeht. Auf allzu geringe Wasserversorgung darf man das Ausbleiben der Intumescenzen in ihnen nicht zurückführen; denn auch dann, wenn ungeöffnete Hülsen mit ihrem untersten Teil oder fast ganz und gar bis zur obersten Spitze in Wasser gesteckt werden, unterbleibt die Produktion des Intumescenzenbelags, gleichviel ob man die Früchte am Licht oder im Dunkeln, bei Zimmertemperatur oder im Thermostaten (30°), nach Ätherisierung oder ohne solche in Behandlung nimmt.

Einfluß der Wasserzufuhr. Bei manchen Pflanzen genügt der Aufenthalt isolierter Zweigstücke in feuchter Luft, um die Bildung von Lentizellenwucherungen anzuregen[2]. Für die Bildung von Intumescenzen waren bisher keine Analoga bekannt: bei ihr handelt es sich

1) Vgl. Küster, Experimentelle Untersuchungen über Wurzel- und Sproßbildung an Stecklingen. Ber. d. D. botan. Ges. 1904, Bd. XXII, pag. 167.

2) Vgl. Pathologische Pflanzenanatomie, pag. 78.

stets um Blätter, die mit ihrer Achse noch in Verbindung stehen und mit ihr in feuchter Atmosphäre sich befinden, oder um losgelöste Teile, welchen irgend eine Gelegenheit zur Wasseraufnahme geboten wird. Die Hülsen von Pisum sativum können auch in feuchter Luft bereits Intumescenzen bilden. Allerdings erfolgt alsdann das Wachstum der Intumescenzen langsamer als bei Berührung mit tropfbar flüssigem Wasser (auch bei 25°), und die Intumescenzen werden nach einigen Tagen von den an den Wundflächen entstehenden Kallusgeweben überholt. Mit erhöhten Ansprüchen an Wasserzufuhr hängt es vielleicht zusammen, wenn sich vorzugsweise in unmittelbarster Nachbarschaft der Blattnerven Intumescenzen bilden; es ist mir wiederholt aufgefallen, daß schwimmende Blätter der Zitterpappel die Intumescenzen besonders reichlich an den Nerven entwickeln, wenn sie mit der morphologischen Oberseite dem Wasser aufliegen, während bei umgekehrter Lage eine solche Lokalisation nicht erkennbar ist.

Einfluß der Stoffzufuhr. Inwieweit sich durch künstliche Stoffzufuhr die Bildung der Intumescenzen fördern läßt, bedarf noch genauerer Untersuchungen. Zwar gelang es, an jugendlichen, noch kräftig roten Blättern von Populus tremula bei Kultur auf Glukoselösung besonders kräftige Intumescenzen zu erzeugen, doch können weder diese noch andere von Dale und mir gewonnenen Erfahrungen zunächst allgemeine Schlüsse gestatten. Auch die Hülsen von Pisum sativum sind kein geeignetes Material für die Prüfung der einschlägigen Fragen. Kultur auf Glukose war ohne Einfluß; die Versuche, durch Verwundung der schwimmenden (morphologischen) Außenseite der Hülsenschalen die Aktivierung der Nährstoffe zu beschleunigen und die Intumescenzenbildung zu fördern, waren erfolglos; ebensowenig gelang es durch Kultur auf Diastaselösungen — nach Verwundung der Schalenstücke oder ohne solche —, die Bildung von Intumescenzen zu beschleunigen. Da sich die innere Epidermis nebst den anhaftenden mechanischen Gewebsschichten leicht von dem darunter liegenden stärkereichen Parenchymgewebe abziehen läßt, stellte ich ferner — am Licht und im Dunkeln, bei Zimmertemperatur und im Thermostaten — Versuche mit schwimmenden Hautstücken an; es gelang aber bisher nicht, durch Darbietung von Zuckerlösungen den Häuten das fehlende Stärkespeichergewebe zu ersetzen, — es trat keine Intumescenzbildung ein. — Bei dieser Gelegenheit möchte ich bemerken, daß das stärkeführende Parenchymgewebe nicht zur Intumescenzbildung befähigt ist, auch wenn man die über ihm liegenden Schichten entfernt; es entstehen nur spärliche Kallushypertrophien.

3. Über die Beziehungen zwischen Intumescenzen und Kallusgeweben.

Es ist außerordentlich schwierig, auf rein histologischer Grundlage die Gruppen pathologischer Gewebsformen, die sich bei ätiologischer Betrachtungsweise ergeben, einigermaßen abzugrenzen. Wie sehr sich kataplasmatische Gallen- und die Kallusgewebe, Gallenholz und Wundholz einander gleichen, habe ich in meiner Pathologischen Pflanzenanatomie ausführlich dargetan. Auch die Intumescenzen und Kallusgewebe können ihrer Struktur nach einander sehr ähnlich werden.

Hülsenschalen von Pisum, die man vor der — oben geschilderten — Versuchsanstellung ihrer Samen beraubt hat, bilden gleichzeitig mit den Intumescenzen an der Innenfläche auch Kallusgewebe an den Wundflächen der Samenstielchen. Der Kallus besteht im wesentlichen aus denselben Elementen wie die Intumescenzen, aus langgestreckten, farblosen Haaren, die allerdings nicht gleichmäßig zylindrische Form haben, sondern keulig oder blasenähnlich oder pilzhutartig angeschwollen sind, wie es für die Intumescenzen von Cytisus oben zu beschreiben war.

Ein vortreffliches Objekt zur Erläuterung der Beziehungen zwischen Intumescenzen und Kallusgewebe scheinen mir die Blätter der verschiedenen Kohlrassen abzugeben. Daß die Blätter von Brassica oleracea zur Bildung von Intumescenzen befähigt sind, kann man bei Durchsicht von Kohlfeldern zumal nach vorangegangener feuchter Witterung leicht konstatieren; es lag somit nahe, zu vermuten, daß auch im Laboratoriumsversuch mit der üblichen Methode Intumescenzen sich hervorrufen lassen würden. Ich erhielt solche an schwimmenden Blattstücken an Weißkohl: bei ausgewachsenen Blättern barst nach einigen (5 bis 6) Tagen auf der morphologischen Ober- und Unterseite das Gewebe auf. Ausgewachsene Kohlrabiblätter versagten, wie überhaupt losgelöste Kohlblätter auf Wasser schwimmend immer nur kurze Zeit sich lebend erhalten ließen; jugendliche Blätter dagegen bildeten in der zweiten Woche nach Beginn des Versuchs einige Intumescenzen. Viel auffälliger als diese waren aber die an den Wundrändern der Blattstücke vorwuchernden Kallusmassen, die aus sehr großen, wasserhellen, schon mit unbewaffnetem Auge deutlich unterscheidbaren Zellen bestehen, die teils isoliert sind, meist aber mit den Nachbarzellen zu dochtartigen, durchscheinenden Komplexen sich zusammenschließen. Dieselben Eigentümlichkeiten kamen den Intumescenzen der untersuchten Kohlrabiblätter zu. Beide Gewebsformen leiteten sich vom Grundgewebe des Blattes ab; ein Unterschied zwischen beiden besteht nur darin, daß der Kallus an der Wundfläche entsteht, die Intumescenz erst durch ihre eigene Wachstumstätigkeit sich die Wunde schafft.

Bei den Rändern der geschilderten Blattstücke handelt es sich um Wundflächen, welche senkrecht zur Oberfläche des Blattes seine Masse durchsetzen: Wundflächen, welche parallel zur Blattoberfläche streichen, veranlassen dieselben Gewebebildungen, die dann den typischen Intumescenzen ganz besonders ähnlich werden. Die Epidermis und die anliegenden Grundgewebszellen zu zerstören, gelingt durch sanfte Schläge mit einer festen Bürste. Werden Kohlrabiblätter nach dieser Vorbehandlung in feuchte Luft gebracht, so bilden sich an sämtlichen Wundstellen binnen zweimal 24 Stunden kleine Gewebshöcker vom Typus der Intumescenzen. Einige Tage später gehen die losgelösten Kohlblätter zugrunde. Ob man hier von Wundgewebe oder Intumescenzen sprechen soll, ist schwer zu entscheiden und überdies auch nur von nebensächlicher Bedeutung.

Wichtiger scheint mir, daß hiermit eine Erklärung für v. Schrenks Beobachtungen[1]) gegeben wird. v. Schrenk beschrieb Intumescenzen „formed as a result of chemical stimulation"; da Intumescenzen bis dahin immer als die Folgen erhöhter Wasserversorgung und gesteigerten Turgordruckes aufgefaßt worden waren, enthielten seine Mitteilungen, nach welchen sich an Brassica oleracea (Blumenkohl) durch Behandlung mit Kupferverbindungen Intumescenzen erzielen ließen, einen wichtigen Beitrag von prinzipieller Bedeutung. Ich bin freilich der Meinung, daß seine Schlüsse nur mit Vorsicht weiter zu verwerten sind, und daß die Angabe, daß Kupfer formative Effekte von besagter Art auslösen könne, noch nicht als erwiesen zu betrachten ist. v. Schrenk verfuhr derart, daß die Blätter seiner Versuchspflanzen mit den Lösungen verschiedener Kupferverbindungen fein übersprüht wurden; die Stellen, an welchen große Tropfen der giftigen Lösungen niederfallen oder sich ansammeln, gehen zugrunde, wo kleine Tröpfchen liegen, entstehen Intumescenzen. Meine Versuche mit isolierten Kohlrabiblättern — im großen Maßstab v. Schrenks Versuche zu wiederholen, fehlt mir leider die Gelegenheit — zeigten die von dem Autor beschriebenen Absterbeerscheinungen unter den großen wie unter den feinsten Tröpfchen; zur Verwendung kam nach v. Schrenks Rezept Kupferchloridlösung. Intumescenzen entstanden aber an meinen Versuchsobjekten nicht. Bei v. Schrenks Versuchen handelt es sich um Gewebsbildungen, die an den kleinsten nekrotischen Feldern hervorwucherten, offenbar ebenso wie bei meinen Versuchen nach Läsion durch die Bürste. Ich möchte

1) Intumescences formed as a result of chemical stimulation. Missouri Botan. Garden 1905, pag. 125.

daher der Meinung Ausdruck geben, daß bei den von ihm beobachteten „Intumescenzen“ es sich — nach ätiologischer Bezeichnungsweise — um Kallusbildungen handelte, die freilich histologisch den Intumescenzen gleichkommen: ob die Wunde durch mechanische Insulte, durch Abtragen bestimmter Zellenlagen oder durch Vergiften irgendwelcher Gewebezonen zustande kommt, dürfte für die nachfolgende Bildung abnormaler Gewebe belanglos sein. In demselben Sinne möchte ich auch meine eigenen Beobachtungen an Fruchtschalen von Pisum deuten. Bei zahlreichen, auf Wasser schwimmenden Fruchtschalenstücken wurden kleine Tropfen einer sehr verdünnten Lösung von milchsaurem Kupfer aufgetragen; die zur Intumescenzbildung befähigten Epidermiszellen starben unter dem Einfluß der Lösung ab, es bildete sich an dem benetzten Feld somit keine Intumescenz. Vielmehr entstand nach etwa acht Tagen ein dichter, durchscheinender Gewebsring um die Stelle herum, auf welcher der inzwischen längst verdunstete Tropfen gelegen hatte. Der Gewebewulst bestand aus langen, haarähnlichen, mehrfach septierten Schläuchen, die aber nicht isoliert nebeneinander standen, sondern verwachsen waren, wie es bei Kallusgeweben so oft zu sehen ist.

Die Frage, ob man durch lokale Anwendung von Giftstoffen auf lebende Pflanzenorgane diese zur Produktion abnormaler Gewebe anregen kann, scheint mir durch Versuche dieser Art ebensowenig der Beantwortung näher gebracht zu werden wie durch Haberlandts Versuche an Conocephalus ovatus, deren Blätter durch Bepinseln mit Sublimat zur Bildung von „Ersatzhydathoden“ angeregt werden[1]). v. Schrenks Versuche stimmen mit den Haberlandtschen meiner Ansicht nach im wesentlichen überein: auch bei Haberlandts Experimenten entstanden auf den Blättern durch Abtötung der empfindlichen Hydathoden nekrotische Stellen und an ihnen wucherten die „Ersatzhydathoden“ hervor ebenso wie an Brassica-Blättern nach lokaler Kupfervergiftung. von Schrenks Versuche legen die Frage nahe, ob die Veranlassung zu der abnormalen Gewebebildung an Conocephalus die Wasserfülle im Blatt gegeben hat, die auf die Abtötung der Wasserausscheidungsorgane zurückzuführen wäre — oder der „Wundreiz“ hierzu genügte.

Andererseits halte ich dafür, daß Gewebe, welche histologisch den Intumescenzen gleichkommen, durch chemische Reizmittel zu erzeugen

---

1) Über experimentelle Hervorrufung eines neuen Organs bei Conocephalus ovatus Tréc. Festschrift für Schwendener, 1899, pag. 104. — Zur Kritik dieser Gebilde vergl. meine Pathologische Pflanzenanatomie 1903, pag. 87, auch Steiner a. a. O.

möglich sein muß. Diese Sicherheit scheinen mir die „Erineumgallen“ zu geben, die histologisch gerade mit den hier beschriebenen Pisum-Intumescenzen in allen wesentlichen Punkten übereinstimmen, und für welche Erwägungen der verschiedensten Art die Erzeugung durch chemische Reizmittel wahrscheinlich machen.

Ergebnisse.

1. Als Objekte, welche überaus schnell und reichlich Intumescenzen produzieren, sind die Hülsenschalen von Pisum sativum zu nennen.

2. Die Bildung der Intumescenzen ist an ihnen ebenso wie bei den Blättern von Populus tremula und Eucalyptus globulus unabhängig von Licht und Dunkelheit.

3. Bei erhöhter Temperatur (25—30°) werden üppige Intumescenzenlager schon innerhalb 24 Stunden gebildet.

4. Die Möglichkeit, daß sich durch chemische Reizmittel Gewebe hervorrufen lassen, die den Intumescenzen histologisch gleichkommen, ist zuzugeben. Bisher aber ist das Experiment noch nicht einwandfrei erledigt. (Wenn nach Vergiftung mit Kupfersalzlösungen an den nekrotischen Feldern Gewebewucherungen entstehen (v. Schrenk), so handelt es sich dabei offenbar um dieselben Produkte, die auch nach Verwundung entstehen können.

Halle a. S., Botanisches Institut der Universität.

Zur Frage nach der Homologie der Blepharoplasten.

Von **S. Ikeno.**

Seit der Publikation meiner Untersuchungen über die Spermatogenese von Marchantia polymorpha[1]) sind verschiedene Arbeiten über dasselbe Thema erschienen, sowohl was Lebermoose als auch andere Pflanzengruppen betrifft, was mich veranlaßt, in dem vorliegenden Aufsatz auf diese Arbeiten zurückzukommen und meine Ansicht über die Homologie der Blepharoplasten noch mehr zu präzisieren.

Eine der neuesten Publikationen ist eine kurze Mitteilung Miyakes über die Spermatogenese bei verschiedenen Lebermoosgattungen, wie Marchantia, Fegatella, Pellia, Makinoa, Aneura[2]). In keiner dieser Gattungen konnte er bei den sukzessiven Kernteilungen in den Antheridien die Zentrosomen nachweisen und deshalb stellte er meine positive Angabe über Marchantia in Zweifel. Da man daher vielleicht glauben könnte, daß meine diesbezügliche Beobachtung auf einem Irrtum beruhe, so habe ich in einem kleinen Aufsatz gezeigt, daß meine Angabe vollständig richtig ist und die negativen Resultate Miyakes auf einer der drei folgenden Möglichkeiten beruhen könnten, entweder auf Verwendung schlechten Materials, oder auf unzureichender Behandlung desselben, oder auf Übersehen der in Frage stehenden sehr kleinen Körperchen[3]). Diejenigen Leser jedoch, welche noch weitere Bestätigung verlangen, seien auf die in der neuesten Zeit erschienene Arbeit Lewis über einige Riccia-Arten hingewiesen[4]). Dieser Forscher studierte unter anderem die Spermatogenese dieser Lebermoosarten und fand dabei solche Körperchen, welche dieselbe Stellung bei dem Zellkerne einnehmen und dasselbe Verhalten zeigen, wie diejenigen, welche ich

---

1) Die Spermatogenese von Marchantia polymorpha. Beih. z. Bot. Zentralbl. 1903, Bd. XV.

2) On the centrosome of Hepaticae. The Bot. Magazine, Tokio 1905, Vol. XIX, No. 224.

3) Are the centrosomes in the antheridial cells of Marchantia polymorpha imaginary? Ibid., No. 225.

4) The Embryology and development of Riccia lutescens and Riccia crystallina. The Bot. Gaz. 1906, Vol. XLI.

bei Marchantia fand und als Zentrosomen bezeichnete. Nach seiner Angabe[1]) nämlich über die Zellkerne der Antheridien von Riccia sitzen diese Körperchen an den entgegengesetzten Polen der Kernspindel, verschwinden beim Schluß jeder Kernteilung, ausgenommen der letzten (sog. „diagonalen Teilung"), wobei sie verbleiben und die blepharoplastische Funktion spielen. Lewis nannte diese Körperchen „zentrosomartige Körper" und scheint zu der Homologisierung derselben mit Zentrosomen nicht geneigt zu sein[2]), allein kein mit diesen Dingen näher Vertrauter wird die Identität derselben mit meinen „Zentrosomen" bezweifeln. Diese Arbeit Lewis, welche, wie oben gezeigt, mit meinem Befunde an Marchantia fast völlig übereinstimmt, mag deshalb als eine schöne Bestätigung meiner in Frage stehenden Angabe dienen.

Bei seinen Studien über Fegatella conica fand Bolleter zwar keine Zentrosomen an den Spindelpolen bei den Antheridien-Kernteilungen[3]), da aber seine Beobachtung mit durch Alkohol fixiertem Material ausgeführt wurde, so gibt er selbst zu[4]), daß die Zentrosomen wirklich vorhanden gewesen sein können und nur an den nach den modernen Fixierungsmethoden behandelten Präparaten wahrzunehmen sind. Die negative Angabe Miyakes über dieselbe Art wird vielleicht einer Nachprüfung bedürfen.

Fast gleichzeitig mit der Lewisschen Arbeit erschien eine Studie Humphreys über Fossombronia[5]). Danach erscheint der Blepharoplast zuerst im Zytoplasma der Spermatiden, wo er sofort seine blepharoplastische Rolle spielt[6]). Somit verhält sich hier der Blepharoplast nach einer von zwei Möglichkeiten, welche ich im Jahre 1904 vermutungsweise ausgesprochen habe, „sie treten nämlich niemals während der spermatogenetischen Kernteilungen auf, sondern sie entstehen zuerst in der Spermatide, wo sie sofort die blepharoplastische Funktion ausüben" [7]). Wie ich dort gezeigt habe[8]), sind bei Pellia epiphylla und Makinoa crispata keine Zentrosomen bei den Kernteilungen in den Antheridien

1) l. c. pag. 109.

2) l. c. pag. 132.

3) Fegatella conica (L.) Corda. Beih. z. Bot. Zentralbl. 1905, Bd. XVIII, Erste Abteil.

4) l. c. pag. 349.

5) The development of Fossombronia longiseta, Aust. Ann. of Bot. 1906, Vol. XX, No. 77.

6) l. c. pag. 96 ff.

7) Blepharoplasten im Pflanzenreich. Biol. Zentralbl. 1904, Bd. XXIV, pag. 219, Fußnote.

8) l. c. pag. 219.

nachzuweisen und so ist es höchst wahrscheinlich, daß das Verhalten der Blepharoplasten dieser zwei Arten mit dem übereinstimmt, was bei Fossombronia geschieht[1]).

Nach alledem komme ich bezüglich der Blepharoplastenfrage der Lebermoose zum folgenden Schluß, welcher mit dem von mir im Jahre 1904 ausgesprochenen[2]) fast völlig übereinstimmt und lautet: Bei den unteren Lebermoosen (z. B. Marchantiales, wie Marchantia, Riccia), spielen die Zentrosomen sowohl ihre normale als blepharoplastische Funktion; im Laufe der Phylogenie dieser Pflanzengruppe büßten sie allmählich die erstere Funktion, um nun lediglich für letztere spezialisiert zu werden, womit nach dem bekannten Lamarckschen Prinzip das allmähliche Verschwinden dieser Körperchen an den Stellen, für die sie nicht mehr nötig waren, stattgefunden hat. Es ist deshalb nicht unmöglich, daß man solche Lebermoose auffinden könnte, bei denen die Zentrosomen, trotzdem sie die nämliche Stelle einnehmen wie die gewöhnlichen, doch schon die normale Rolle eingebüßt haben.

Mottier, in seinen Studien über die Spermatogenese von Chara[3]), stimmt mit mir überein betreffend die zentrosomatische Natur derjenigen Körperchen, welche ich in jungen Zellgenerationen der Antheridien aufgefunden und als Zentrosomen gedeutet habe[4]), allein die von mir angegebene Tatsache, daß das Zentrosom bei der diagonalen Teilung in den Antheridien verbleibt, wird von ihm in Zweifel gestellt, weil diejenigen Körperchen, welche als Blepharoplasten fungieren und diejenigen, welche ich bei der Kernteilung an den Spindelpolen wahrgenommen hatte und als Zentrosomen deutete, trotz ihres gleichartigen Aussehens ganz verschiedene Dinge sein könnten[5]). Darin kann ich jedoch diesem Forscher nicht zustimmen und ich glaube noch jetzt, daß die nämlichen Körper, welche bei der diagonalen Teilung als Zentrosom fungiert hatten, verbleiben und als Zilienbildner dienen. Daß diese Anschauungen weit wahrscheinlicher sind als die Mottiers, wird für denjenigen klar werden, welcher meine Angabe mit der Jahnschen Untersuchung an einigen

1) Es war meine Absicht, sofort nach dem Abschluß meiner Untersuchungen von Marchantia meine Studien an Pellia, Makinoa usw. fortzusetzen, allein wegen anderer Beschäftigungen konnte ich bisher diese Arbeit noch nicht ausführen. Doch dürften weitere Studien kaum mehr nötig sein, nachdem die schöne Arbeit Humphreys erschienen ist.

2) l. c. pag. 219—220.

3) The development of the spermatozoid in Chara. Ann. of Bot. 1904, Vol. XVIII.

4) l. c. pag. 250.

5) l. c. pag. 252.

Myxomyceten[1]) vergleichen will. Danach kann man bei der Kern- und Zellteilung der Schwärmer an den beiden Spindelpolen je ein Zentrosom wahrnehmen und während diese an den Polen sitzen, sieht man eine Zilie daraus hervorwachsen, was mit der Angabe Henneguys über die Spermatozyten einiger Schmetterlingsarten[2]) übereinstimmt. Da in diesen Fällen die aus den Zilien noch an den Spindelpolen sitzenden Zentrosomen hervorsprossen, ist aus naheliegenden Gründen die Identität der Zentrosomen und Blepharoplasten nicht mehr zu leugnen und es kann kaum mehr zweifelhaft sein, daß auch bei Marchantia beide Gebilde, Zentrosom und Blepharoplast, die nämlichen sind.

Nach Mottier stammen die Blepharoplasten bei den Spermatiden von Chara aus der Hautschicht des Zytoplasmas[3]); wenn diese Angabe des amerikanischen Forschers sich bestätigt, so dürften vielleicht die von Strasburger untersuchten Blepharoplasten an den Schwärmsporen einiger Chlorophyceen[4]) zu derselben Kategorie gehören. Nach Schaudinn gehen dieselben bei einigen Flagellatengattungen aus ganzen Kernen hervor[5]). Ich bin noch nicht im Besitz dieser Arbeit Schaudinns und deshalb kann ich nicht selbst die Richtigkeit seiner Angabe beurteilen. Allein wenn man diese Angaben Mottiers, Strasburgers und Schaudinns für richtig hält, dann wären alle sog. „Blepharoplasten“ keine morphologisch einheitlichen Gebilde, wie ich auch zuerst zu glauben geneigt war[6]), und man könnte dann die drei folgenden Kategorien unterscheiden:

---

1) Myxomycetenstudien. 3. Kernteilung und Geißelbildung bei den Schwärmern von Stemonitis flaccida Lister. Ber. d. Deutschen Bot. Gesellschaft 1904, Bd. XXII.

2) Wilson, The cell in development and inheritance, second edition, New York 1900, pag. 357, Fig. 167, obere Figur.

3) l. c. — Mottier hat die Entwicklung der Spermatozoiden aus den Spermatiden genau untersucht und kam zu dem Schlusse, daß der Blepharoplast aus der Hautschicht der Spermatide stammt. Allein meiner Ansicht nach wäre es vielleicht nicht unmöglich, daß durch die Untersuchung der jüngeren Entwicklungsstadien, als die von diesem Forscher studierten, die Abstammung dieser „plasmodermalen“ Gebilde aus den Zentrosomen oder ähnlichen Körpern festgestellt werden könnte.

4) Über Reduktionsteilung, Spindelbildung, Zentrosomen und Zilienbildner im Pflanzenreich. Histolog. Beitr. 1900, Heft VI.

5) Generations- und Wirtswechsel bei Trypanosoma und Spirochaete. (Vorläufige Mitteilung.) Arbeiten aus dem kaiserlichen Gesundheitsamte 1904, Bd. XX, Heft 3. Ich kenne diese Arbeit nur aus dem Zitate in Jahns Aufsatz l. c.

6) Die gleiche Ansicht wurde auch von Jahn ausgesprochen, l. c. pag. 91.

1. Zentrosomatische Blepharoplasten sind solche, welche entweder onto- oder phylogenetisch zentrosomatischen Ursprungs sind; soweit untersucht, gehören fast alle Blepharoblasten zu dieser Kategorie. Myxomyceten, Lebermoose, Gefäßkryptogamen, Gymnospermen.

2. Plasmodermale Blepharoplasten. Chara, einige Chlorophyceen.

3. Karyo- oder Kern-Blepharoplasten. Nur bei einigen Flagellatengattungen.

Bei der Redaktion sind eingegangen:

1) Die europäischen Torfmoose. Nachtragsheft zu den „Europäischen Laubmoosen“, beschrieben und gezeichnet von Georg Roth. Mit 11 photolithographischen Tafeln. Leipzig 1906, Verlag von Wilh. Engelmann. Preis 3,20 Mk.
2) Das Pflanzenleben der Alpen. Eine Schilderung der Hochgebirgsflora von C. Schroeter. Zürich, Verlag von Alb. Raustein. Preis: 2,80 Mk.
3) Die Alpenflora der Schweiz. Von C. Schroeter. Zürich, Verlag von Alb. Raustein. Preis: 60 Pf.
4) Flora von Zürich. Von Naegeli und Thellmy. Bd. I. Zürich, Verlag von Alb. Raustein. Preis: 2 Mk.
5) Boletim do Museu Goeldi (Museu Paraense) de historia natural e ethnographia. Pará, Brasil, estabelecimento graphico de C. Wiegandt 1905—1906, Vol. IV, No. 4, Marco 1906.
6) Jahresbericht über die Fortschritte in der Lehre von den Gärungsorganismen. Von Alfr. Koch. 14. Jahrg. (1903), Leipzig, Verlag von S. Hirzel. Preis: 20 Mk.
7) Species and Varieties. Their origin by mutation. Lectures delivered at the University of California by Hugo de Vries, edited by D. P. Mac Dougal, second edition corrected and revised. Chicago. The open Court publishing company. London 1906, Kegan, Paul French, Trubner & Co. Ltd.
8) Research methods in ecology by F. C. Clements. Illustrated. Lincoln, Nebraska, The University publishing company 1905. Preis: 3 Dollars.
9) Plant Response as a means of physiological investigation by Jagadis Chunder Bose, with illustrations, Longmans, Green and Co. London, Newyork and Bombay 1906. Preis: 21 sh.
10) Illustriertes Handbuch der Laubholzkunde. Von Camillo Karl Schneider. Fünfte Lieferung mit 128 Abbildungen im Text. Jena, Verlag von G. Fischer. Preis: 4 Mk.
11) Lehrbuch der Pflanzenkunde. Von Dr. A. Voigt. I. Teil: Die höheren Pflanzen im Allgemeinen. Hannover und Leipzig, Hochesche Buchhandlung. Preis: 1,80 Mk.

Ant. Kämpfe, Buchdruckerei, Jena.







